

UNIVERSITÉ DU QUÉBEC À MONTREAL

DISTRIBUTION SPATIO TEMPORELLE DES CYANOBACTÉRIES EN
FONCTION DE LA STABILITÉ THERMIQUE D'UN PETIT LAC

MÉMOIRE

PRÉSENTÉ

COMME EXIGENCE PARTIELLE

DE LA MAÎTRISE EN BIOLOGIE

PAR

PAOLA ANDREA CABAL GOMEZ

FEVRIER 2014

UNIVERSITÉ DU QUÉBEC À MONTRÉAL
Service des bibliothèques

Avertissement

La diffusion de ce mémoire se fait dans le respect des droits de son auteur, qui a signé le formulaire *Autorisation de reproduire et de diffuser un travail de recherche de cycles supérieurs* (SDU-522 – Rév.01-2006). Cette autorisation stipule que «conformément à l'article 11 du Règlement no 8 des études de cycles supérieurs, [l'auteur] concède à l'Université du Québec à Montréal une licence non exclusive d'utilisation et de publication de la totalité ou d'une partie importante de [son] travail de recherche pour des fins pédagogiques et non commerciales. Plus précisément, [l'auteur] autorise l'Université du Québec à Montréal à reproduire, diffuser, prêter, distribuer ou vendre des copies de [son] travail de recherche à des fins non commerciales sur quelque support que ce soit, y compris l'Internet. Cette licence et cette autorisation n'entraînent pas une renonciation de [la] part [de l'auteur] à [ses] droits moraux ni à [ses] droits de propriété intellectuelle. Sauf entente contraire, [l'auteur] conserve la liberté de diffuser et de commercialiser ou non ce travail dont [il] possède un exemplaire.»

AVANT PROPOS

Esta memoria de investigación es una exigencia parcial para la maestría en ciencias biológicas de la universidad de Quebec a Montréal (UQAM). La cual está dividida en tres capítulos redactados en español.

El primer capítulo consiste en una revisión de la literatura pertinente sobre la problemática de las cianobacterias y las variables que influyen en su desarrollo, haciendo énfasis en la problemática de los lagos de Quebec.

El segundo capítulo está redactado en forma de artículo científico. Este capítulo será traducido al inglés para publicación.

El tercer capítulo muestra las conclusiones generales de la memoria.

AGRADECIMIENTOS

Quiero agradecer a mi directora y profesora Dolors Planas y a mi co-directora y profesora Antonella Cattaneo por su disponibilidad, dedicación y por sus aportes en el conocimiento que hicieron posible el aprendizaje en todo el desarrollo de este proyecto.

A Yves Prairie y Francis Pick miembros del "comité-conseil", por sus consejos y aportes durante todo el proceso de desarrollo del proyecto.

A Serge Paquet por su paciencia y ayuda en todo lo referente a denominamiento de las algas y tratamiento estadístico de datos.

A la municipalidad de Bromont por su soporte logístico y contribución financiera a este proyecto. Al CRSNG (a D.P) que contribuyó no solo al financiamiento del proyecto si no al complemento monetario de mis becas del GRIL.

A mi equipo de trabajo y a todas las personas que ayudaron en el trabajo de campo: Yvonick Favreau, Lucie Boust, Caroline Dupuis y especialmente a Estelle Lavirotte por su amistad y su gran colaboración en el desarrollo de este proyecto.

A Catherine Pnauf y Erika Calderon por su amistad y por su apoyo a lo largo y desarrollo de la maestría. A mi familia, especialmente a mis padres por su ayuda emocional y por ser mi soporte a lo largo del desarrollo de mi maestría.

TABLA DE CONTENIDO

AVANT PROPOS.....	ii
LISTA DE FIGURA.....	vi
LISTA DE TABLAS.....	viii
CAPÍTULO I	
REVISIÓN DE LITERATURA	1
1.1. Proliferación epidémica de cianobacterias.....	2
1.2 Impacto del cambio climático sobre la formación de blooms de cianobacterias	4
1.3 Efectos del cambio climático sobre la estratificación térmica	6
1.4 Distribución espacial de las cianobacterias en los cuerpos de agua.....	7
1.5___Fuerzas físicas y la distribución vertical de las cianobacterias en la columna de agua ..	8
1.6 Cambios de las comunidades en el tiempo	10
CHAPITRE II	
EFFECTO DE LA ESTABILIDAD TERMICA Y DE LA TEMPERATURA SOBRE LA ESTRUCTURA VERTICAL Y LA SUCESION DE CYANOBACTERIAS EN LA COLUMNA DE AGUA	12
2.1 Résumé	12
2.2 Introducción.....	14
2.3 Sitio de estudio	17
2.4 Estrategias de muestreo	17
2.5 Calculo de datos físicos	20
2.6 Análisis de Laboratorio.....	22
2.6.1 Clorofila.....	22
2.6.2 Denombramiento de fitoplancton	23
2.7 Nutrientes	24
2.8 Datos meteorológicos	25
2.9 Análisis estadístico de los datos	25

2.10	RESULTADOS	26
2.10.1	Datos meteorológicos.....	26
2.10.2	Variables Físicas.....	27
2.10.3	Variables químicas.....	31
2.10.4	Resultados biológicos	37
2.10.5	Variables que controlan la distribución de las especies de cianobacterias	44
2.11	Discusión	49
2.11.1	Relación de la temperatura y la composición específica de cianobacterias en epilimnion.....	49
2.11.2	Relación de la estabilidad de la columna de agua y la estructura vertical y sucesión de las cianobacterias	50
2.11.3	Efecto de la carga interna de nutrientes sobre la biomasa de cianobacterias	51
2.12	Conclusiones.....	53
CAPITULO III		
	CONCLUSIONES GENERALES	55
3.1	Conclusiones.....	55
3.2	Sugerencias para futuros estudios.....	57
3.3	Competencias adquiridas	57
APENDICE A		
	VALORES DE VELOCIDAD DEL VIENTO PARA LAS FECHAS DE MUESTREO.....	59
APENDICE B		
	COMPARACION TASA DE LIBERACION DE FOSFORO LAGOS OLIGOTROFICOS SEGUN LA LITERATURA.....	61
	BIBLIOGRAFIA GENERAL.....	62

LISTA DE FIGURAS

Figura	Página
1.1 Cambios climáticos y el efecto sobre algunas variables ambientales. Modificación de Craig <i>et al.</i> , (2009).....	7
2.1 Carta batimétrica del lago Bromont.....	17
2.2 Precipitación diaria medida en la estación meteorológica del lago Bromont	26
2.3 Evolución espacio-temporal de la temperatura del agua, en la estación central, lago Bromont. A título indicativo, se marco la profundidad media en cada capa epilimnion, metalimnion e hipolimnion con una linea recta, la profundidad de las capas cambia frecuentemente en el transcurso del verano.....	27
2.4 Distribución espacio-temporal frecuencia de flotabilidad N^2 , en la estación central del lago Bromont.....	28
2.5 Distribución temporal de la estabilidad de la termoclina, medida por el índice de Schmidt en la estación central del lago Bromont.....	29
2.6 Distribución temporal del «Lake number» estación central del lago Bromont....	30
2.7 Distribución espacio-temporal del porcentaje de luz transmitida (PAR) en la columna de agua, estación central del lago Bromont.....	31
2.8 Distribución espacio-temporal del porcentaje de saturación del oxígeno O_2 en la estación central del lago Bromont.....	32
2.9 Distribución espacio-temporal del fósforo disuelto (DP) en la estación central, del lago Bromont.....	33
2.10 Distribución espacio-temporal del nitrógeno disuelto (DN) en la estación central, lago Bromont.....	35
2.11 Distribución espacio-temporal del nitrato-+ nitrito (NO_x) en la columna de agua, estación central, lago Bromont.....	36
2.12 Porcentaje de la distribución temporal de la biomasa de los principales grupos algales fitoplanctonicos medidos con el biovolumen en la estación central, lago Bromont para toda la columna de agua.....	37

2.13	Distribución espacio-temporal de cianobacterias medidos por la fluroproba, en la estación central, lago Bromont. Los valores iniciales en $\mu\text{g/l}$ fueron expresados en (kg).....	38
2.14	Biomasa relativa (%) de especies de cianobacterias a)Epilimnion. b) Metalimnion. C) Hipolimnion.....	41
2.15	Distribución espacio-temporal de la biomasa de <i>P.agardhii</i> en la columna de agua.....	42
2.16	Abundancia relativa (cel /l) de especies dominantes de cianobacterias por profundidades de muestreo y para algunas fechas representativas de cambios importantes en su distribución. El diámetro del círculo es proporcional a la abundancia total de las especies.....	43
2.17	Presencia Blooms 2011.....	44
2.18	Eje I y II del CCA presentado la abundancia de especies de cianobacterias (triangulos) y variables medio ambientales internas (flechas rojas) en toda la columna de agua de la estación central del lago Bromont.....	46
2.19	Eje I y III del CCA presentando la abundancia de especies de cianobacterias (triangulos) y variables medio ambientales internas (flechas rojas) en toda la columna de agua de la estación central del lago Bromont.....	47

LISTA DE TABLAS

Tabla	Página
2.1 Longitudes de onda específicas emitidas por la fluroproba y sus pigmentos que asociados caracterizan los grupos de las algas y las sustancias amarillas.....	10
2.2 Tasa de relargage o liberación de fósforo bruto calculado en el hipolimnion en el periodo de mayor estabilidad de la columna de agua, valores extremos extremos calculados por semanas (6 semanas).....	34
2.3 Ocurrencia de las especies de cianobacterias frecuentes en el epilimnion del lago del lago Bromont (11 especies).....	39
2.4 Ocurrencia de las especies de cianobacterias frecuentes en el metalimnion del lago Bromont (8 especies).....	39
2.5 Ocurrencia de las especies de cianobacterias frecuentes en el hipolimnion del lago Bromont (3 especies).....	39
2.6 Abreviaturas de especies utilizadas para CCA.....	48
2.7 Porcentaje para cada uno de los ejes del CCA de las distintas variables ambientales y la abundancia de las cianobacterias en toda la columna de agua.....	48

RÉSUMÉ

Des études récentes ont montré une augmentation de la prolifération de cyanobactéries dans les petits lacs du monde entier. Les causes ne sont pas encore entièrement comprises, parce qu'il y a une prolifération même dans des lacs stratifiés qui ont de faibles concentrations en nutriments dans la zone euphotique. La question est, où se développent-elles ces algues causant des blooms? Notre hypothèse est que dans un lac avec peu de nutriments dans l'épilimnion, les algues croissent sous la thermocline si la lumière est disponible et les nutriments abondants. Elles peuvent être transportées vers la superficie lors des périodes d'instabilité de la thermocline. L'objectif général de cette étude est d'évaluer l'influence de la température et de la stabilité thermique sur la distribution et la composition spécifique de la communauté de cyanobactéries pélagiques. Les objectifs spécifiques sont de déterminer : i) l'effet de la température sur la composition spécifique de la communauté de cyanobactéries dans l'épilimnion; ii) l'importance de la stabilité de la colonne d'eau et des nutriments dans la succession estivale et la distribution verticale de la communauté des cyanobactéries; iii) l'effet de la stabilité de la thermocline et des nutriments sur l'abondance et la biomasse des espèces de cyanobactéries qui occupent une niche métalimnétique. L'étude a été menée dans le lac Bromont qui est un petit lac dimictique situé dans le sud-ouest du Canada (Québec). Au cours de la stratification estivale, les variables, intensité, direction du vent et ensoleillement, ont été mesurées dans une station météorologique installée au lac et la précipitation dans une zone ouverte du littoral. Le profil de la température dans la colonne d'eau a été enregistré en continu, avec trois chaînes de thermistor placées dans la zone plus profonde du lac. Ces mesures ont permis de calculer la fréquence de Brunt-Väisälä qui est une mesure de la flottabilité, l'indice de Schmidt qui mesure la stabilité de la thermocline et le « lake number » qui nous indique l'effet du vent sur toute la colonne d'eau. L'échantillonnage a été hebdomadaire pendant la période de stratification. À chaque échantillonnage, on a mesuré les profils d'oxygène et de la lumière, ainsi que la distribution verticale des algues. À des profondeurs discrètes (0 m, 0,5 m, 1,5 m, 2,0 m, 3,5 m, 4,5 m, 5,5 m et 6,5 m), on a récolté des échantillons d'eau pour les mesures de nutriments, de l'abondance du phytoplancton et pour l'identification des cyanobactéries. Les résultats ont montré que les espèces de cyanobactéries présentent une hétérogénéité spatiale (axe vertical) et temporelle (succession). L'espèce plus abondante dans le lac a été *Planktothrix agardhii* qui occupe une niche métalimnétique. L'abondance de *P. agardhii* s'explique par la forte concentration de nutriments, le phosphore dissout (DP) et l'azote dissout (ND) dans la couche métahypolimnétique. À l'épilimnion, *Anabaena flos-aquae* a été l'espèce dominante. Son abondance est liée à la température et à l'intensité de la lumière.

Mots-clés: cyanobactéries, stabilité de la colonne d'eau, température.

RESUMEN

Recientes estudios han mostrado un aumento de blooms de cianobacterias en pequeños lagos alrededor del mundo. Las causas no son aun del todo comprendidas, ya que muchos lagos tienen bajas concentraciones de nutrientes en la zona eufótica. La pregunta es, donde crecen estas algas y porque se aglomeran causando blooms. Nuestra hipótesis es que un lago con poco nutrientes en el epilimnion las algas crecen debajo de la termoclina, donde la luz es disponible y las ondas internas pueden transportarlas hacia la superficie. El propósito global de este estudio es evaluar la influencia de la temperatura y estabilidad térmica, sobre la distribución y composición específica de la comunidad de cianobacterias pelágicas. Los objetivos específicos son de determinar : *i)* el efecto de la temperatura sobre la composición específica de la comunidad de cianobacterias en el epilimnion *ii)* la importancia de la estabilidad de la columna de agua y los nutrientes en la sucesión y la distribución vertical de la comunidad de cianobacterias, *iii)* el efecto de la estabilidad de la termoclina y los nutrientes sobre la abundancia y biomasa de especies de cianobacterias que ocupan un nicho metalimnetico en la columna de agua. El estudio se realizó en el lago Bromont que es un lago pequeño dimictico situado, al sudoeste en Québec (Canadá). Las variables meteorológicas (intensidad, dirección del viento, irradianza) se midieron en una estación meteorológica instalada en el lago, la precipitación en una zona abierta del litoral y el perfil de temperatura fue enregistrado en continuo durante el periodo de estratificacion estival con tres cadenas de termistores instaladas en la zona central del lago. Estas medidas han permitido calcular la frecuencia Brunt-Väisälä que mide la flotabilidad, la estabilidad de la termoclina (índice de Schmidt) y el «lake number» que nos indica el efecto del viento en la columna de agua. Los muestreos se hicieron semanalmente durante el periodo de estratificación. En cada muestreo se midió *in situ* los perfiles de oxígeno, luz y la distribución vertical de las algas. A profundidades discretas (0, 0,5m, 1,5m, 2,0m, 3,5m, 4,5m, 5,5m, y 6,5m) se muestrearon los nutrientes y el fitoplancton para la indentificación de las cianobacterias. Los resultados mostraron que las especies de cianobacterias presentan una heterogenidad espacial (eje vertical) y temporal (sucesión). La especie más abundante en el lago durante el verano fue *Planktothrix agardhii* que ocupó el nicho metalimnetico. La abundancia de *P.agardhii* se explica por la fuerte concentración de nutrientes como el fósforo disuelto (DP) y el nitrógeno disuelto (ND) en la capa meta-hipolimnetica del lago. *Anabaena flos-aquae* es la especie dominante en el epilimnion, su abundancia está relacionada con la temperatura y intensidad luminosa.

Palabras claves: cianobacterias, abundancia, biomasa, estabilidad de la columna de agua, temperatura.

CAPÍTULO I

REVISIÓN DE LITERATURA

Las cianobacterias son un grupo de procariotas fotosintéticas que existen desde hace mas de 3,5 millones de años (Tyler et Barghoorn, 1954; Horodyski et Donaldson, 1980; Schopf, 1996). Estan presentes en todos los medios acuáticos y son comúnmente llamadas “algas azules” ou “algas azul verdosas.”

Ellas presentan la morfología de bacterias y la fisiología de las algas. Sus adaptaciones a la luz y a los nutrimentos varían según las especies, teniendo una gran capacidad de adaptación pudiendo sobrevivir en aguas muy saladas, medios muy ácidos o muy alcalinos (Dor et Danin, 1996; Codd, 2000). Debido a su gran diversidad ecológica las cianobacterias también pueden sobrevivir en regiones muy frías (hielo) y muy calientes (desiertos, aguas termales) colonizando también sustratos infértiles como volcanes, arenas del desierto y zonas rocosas (Dor et Danin, 1996; Whitton et Potts, 2000). En general presentan una alta tasa de crecimiento que responde rápidamente a los cambios de las condiciones ambientales (Dokulil et Teubner, 2000).

Las cianobacterias están presentes en la mayoría de lagos y cursos de agua desde sistemas oligotróficos a hiper-eutróficos (Watson *et al.*, 1997). Algunas especies debido a su capacidad de regular su flotabilidad pueden encontrar condiciones óptimas de luz y nutrientes en la columna de agua y algunas pueden fijar el nitrógeno elemental (N₂) atmosférico (Fogg *et al.*, 1973). Además a diferencia de muchas otras

algas, las cianobacterias pueden almacenar grandes cantidades de nitrógeno cuando este se encuentra en exceso (Liengen, 1999). Los componentes para el almacenamiento de nitrógeno son los granulos de cianoficina, (un co-polimero de aspartato y argina) y la ficocianina pigmento implicado en la fotosíntesis (Robert, 1971).

Estas características les da una ventaja competitiva en los cuerpos de agua donde la luz o el nitrógeno son limitantes para las otras especies fitoplanctónicas (Dor et Danin, 1996). Las cianobacterias pueden también tener reservas en forma de fósforo (gránulos de polifosfato), un fenómeno que se observa sin embargo en varios tipos de algas. Su capacidad de migración y flotabilidad en la columna de agua les permite a las cianobacterias beneficiarse de las fuentes de fósforo de las profundidades (Mur, 1983; Ibelings *et al.*, 1991).

1.1. Proliferación epidémica de cianobacterias

Las cianobacterias como hemos mencionado antes tienen una gran diversidad ecológica y pueden ubicarse en los distintos cuerpos de agua. Sin embargo especies particulares de cianobacterias exhiben diferentes óptimos en relación a las variables ambientales. La composición específica de la comunidad y su abundancia es función de la temperatura y la cantidad de luz transmitida en la columna de agua.

Algunas especies de cianobacterias causan problemas ambientales cuando su crecimiento es excesivo. Ellas pueden dominar el medio acuático y formar flores de agua (blooms), los cuales dependiendo de la especie y las condiciones pueden ser tóxicos (Chorus et Bartram, 1999; Oliver et Ganf, 2000; Roset *et al.*, 2001).

Una floración o proliferación epidémica es definida como una aumentación rápida de la biomasa de las cianobacterias (Paerl, 1988). Las proliferaciones de cianobacterias pueden aparecer en las capas superficiales del agua en unas horas solamente. Estas

floraciones provienen de la redistribución vertical en la superficie de una población que ya está presente (Reynolds et Walsby, 1975).

La aparición de las eflorescencias de cianobacterias es identificada visualmente por la aparición de una coloración verde en el agua; estas eflorescencias tienen un impacto importante sobre la dinámica de un cuerpo de agua ya que su toxicidad puede afectar negativamente la flora y la fauna (Barica, 1978).

Factores como la concentración elevada de fósforo (que puede resultar de la contaminación causada por los tributarios agrícolas o de afluentes de aguas usadas municipales o del fósforo proveniente del sedimento), y del nitrógeno para las especies no fijadores, pueden favorecer las proliferaciones epidémicas de las cianobacterias tóxicas. El pH, la especie química del carbono inorgánico, la intensidad de la luz, la temperatura elevada del agua que influencia la estratificación térmica y la estabilidad de la termoclina son variables que regulan la presencia de una ou otra especie de cianobacterias (Pick et Lean, 1987; Paerl, 1988,1996; Jacoby *et al.*, 2000; Sanchis *et al.*, 2002; Rolland., 2003; Hans et Huisman, 2009).

Puede haber una estratificación vertical de las especies de cianobacterias. Algunas especies son más abundantes en las profundidades del metalimnion, otras especies son frecuentes en el epilimnion. El primer grupo incluye especies tolerantes a la inestabilidad de la termoclina y a bajos niveles de luz que se encuentran en la parte baja del metalimnion como *Planktothrix agardhii*, *P. rubescens*, *Limnothrix redekei* (Mur et Scheruir, 1995; Wojciechowska *et al.*, 2004). Entre otras especies que precisan abundante luz y necesitan pocos nutrientes son frecuentes en la superficies como *Anabaena flos-aquae* o *Microcystis spp* (Mur, 1983).

En este milenio, la extensión y frecuencia de blooms ha aumentado en casi todos los países del mundo. Estos a veces se presentan en lagos donde la concentración de nutrientes en la zona fótica es muy baja para soportar un crecimiento elevado

(epidémico) de las cianobacterias por ejemplo para algunos lagos de Canadá (Rinta-Kanto *et al.*, 2005; Lavoie *et al.*, 2007), en Africa (Verschuren *et al.*, 2002) China (Duan *et al.*, 2009) y Australia (Falconer, 2001).

1.2 Impacto del cambio climático sobre la formación de blooms de cianobacterias

Se llama cambio climático actual a la modificación del clima con respecto a los valores medios registrados en las estaciones meteorológicas en el transcurso de los últimos 100 años, siendo distintos los cambios climáticos a travez de la historia ya que así lo han mostrado los registros. En los estudios de cambios climáticos a largo plazo se utilizan los registros de indicadores de paléotemperatura (isótopos de oxígeno en especies de algas o otros organismos, polen procedente de las plantas terrestres) en cores de hielo o del sedimento marino o lacustre (Asford *et al.*, 2009).

Los lagos son sensibles a estos cambios climáticos ya que variables como la temperatura, la frecuencia de las tempestades, el viento afectan la estabilidad térmica y las tasas de procesos químicos (descomposición, reciclado de nutrientes) y biológicos (metabolismo, crecimiento). La temperatura también afecta, la solubilidad del oxígeno disuelto (DO) y la descomposición de materia orgánica. En consecuencia, la productividad de los ecosistemas acuáticos, la biodiversidad de sus comunidades, la estructura de las redes tróficas son alteradas (Reynolds, 1984; Schindler, 2001; Elliot *et al.*, 2005; Craig *et al.*, 2009; Rabalais *et al.*, 2009).

La temperatura, el fósforo y el nitrógeno son algunas variables que controlan el crecimiento de las especies de cianobacterias productoras de blooms (Dokulil *et al.*, 2000; Elliot *et al.*, 2005; Whitehead *et al.*, 2009; Wagner *et al.*, 2009). Sin embargo el aumento de las temperaturas como resultado de los cambios climáticos influye en la formación de blooms bajo diferentes vías.

Según Reynolds *et al.* (1975), las tasas de crecimiento máximo de la mayoría de cianobacterias productoras de blooms, son a temperaturas superiores de 25°C,

mientras que (Robarts et Zohary, (1987) sugieren un óptimo de crecimiento a temperaturas que varían hasta los 35 °C. Algunos estudios sugieren que para especies como *Microcystis flos-aquae* su rango optimo es de 10°C a 35°C y para *P.agardhii* es de 12°C a 25°C (Robarts et Zohary, 1987; Tang et Vincent, 1999).

Géneros como *Anabaena spp* crecen en rangos que van entre los 10°C y 25°C y *Aphanizomenon flos-aquae* en un rango que va desde 13°C a 28°C, aunque esta especie prefiere las bajas temperaturas y luz, propias del otoño (Tsujimura *et al.*, 2001).

Aunque también se ha observado eflorescencias de cianobacterias muy pronto en la primavera y tardíamente en otoño (Depuis et Hans, 2009). Sin embargo en muchos lagos templados, se han observado eflorescencias que aparecen en verano debido a que las temperaturas óptimas para las cianobacterias son en general más elevadas si lo comparamos con las de clorofíceas y diatomeas (Dokulil et Teubner, 2000).

El calentamiento global puede contribuir indirectamente al aumento de las concentraciones de nutrientes en los cuerpos de agua; así las altas temperaturas aumentan la estabilidad de la columna de agua, la descomposición de la materia orgánica sedimentada y disminuye la concentración del oxígeno en las capas profundas. En ausencia de oxígeno (anoxia) el fósforo acumulado en el sedimento se resubiliza y es relargado en la interface sedimento-agua (Nürnberg, 1984; Carpenter *et al.*, 1999). Es así como los nutrientes que se encuentran en las capas profundas pueden ser utilizados por las cianobacterias metalimnéticas; la inestabilidad de la termoclina permite la intrusión del epilimnion en el metalimnion agregando nutrientes y las cianobacterias tóxicas del metalimnion que pueden formar blooms en la superficie.

Publicaciones recientes sobre cambios en la sucesión estival de fitoplancton en relación con el clima indican un avance en la aparición de cianobacterias en los lagos

justo después de la fusión de la capa de hielo (Weyhenmeyer, 2001; Elliot *et al.*, 2005). También se ha observado una prolongación del periodo de estratificación estival y de blooms de cianobacterias (Jacquet *et al.*, 2005; Wagner et Rita, 2009). Se han observado también fenómenos climáticos irregulares, como el aumento de la temperatura estival (heat waves), el cual incrementa la formación de blooms incluso en lagos hiper-eutróficos (Johnk *et al.*, 2008).

Efectos cíclicos climáticos (El Niño, Oscilación Noratlantica, cambios de la posición geográfica de la corriente del Golfo) en la concentración de fósforo y nitrógeno se han observado en lagos del norte de Europa (George, 2002; George *et al.*, 2004; Craig *et al.*, 2009).

1.3 Efectos del cambio climático sobre la estratificación térmica

Las altas temperaturas influenciadas por los cambios climáticos crean condiciones de fuertes estratificación térmica, que favorece el crecimiento de las cianobacterias (Paerl et Huisman, 2008).

El CO_2 y el O_2 son intercambiados en la interface agua-aire pero no se difunden a través de la termoclina. Durante el periodo de estratificación en el epilimnion la luz es disponible para las fotosíntesis, en cambio los nutrientes son pocos disponibles para algunos lagos. El hipolimnion presenta características opuestas, ya que es una capa poco sometida al efecto del viento; la luz es escasa o ausente, los elementos nutritivos como el fósforo son abundantes particularmente en condiciones anóxicas, en periodos de fuerte estratificación térmica en los cuerpos de agua (Wetzel, 2001). Así la estratificación térmica podría contrastar dos recursos principales para las cianobacterias la luz en superficie y los nutrientes en el fondo cerca de los sedimentos (Reynolds *et al.*, 1987).

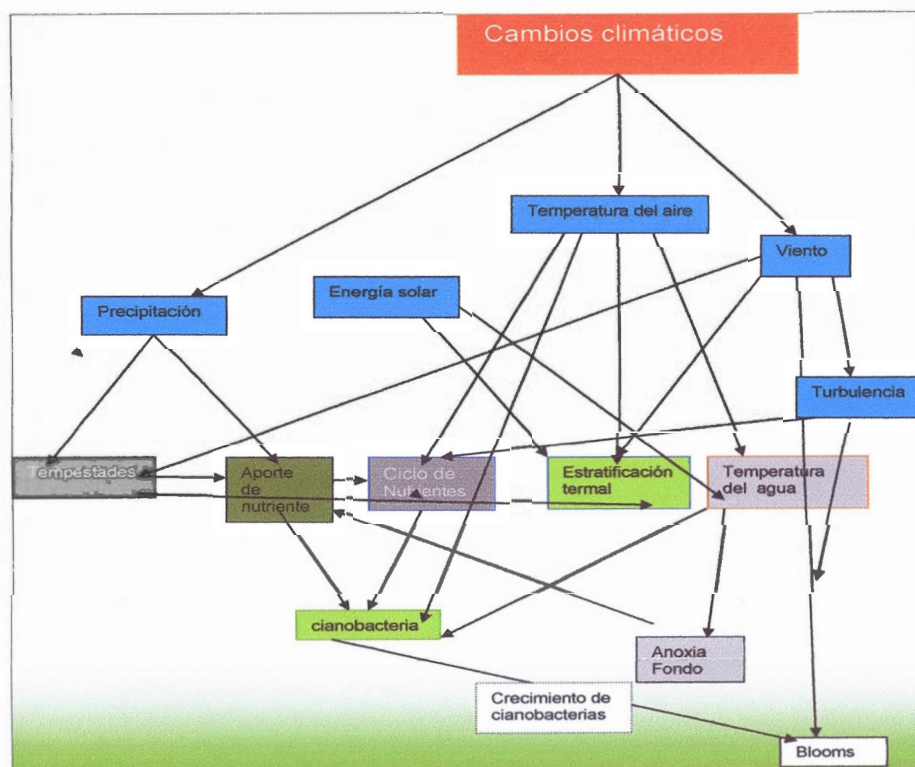


Figura 1.1 Cambios climáticos y el efecto sobre algunas variables ambientales. Modificación de Craig *et al.*, (2009).

1.4 Distribución espacial de las cianobacterias en los cuerpos de agua.

Los ecosistemas acuáticos son heterogéneos. Diferencias en temperatura, estrés del viento y concentraciones de nutrientes, influyen la variación de distribución de las cianobacterias pelágicas en lagos. La variabilidad en distribución de las cianobacterias puede considerarse en relación con la escala espacial y temporal (Reynolds, 2006).

Es así como la dinámica estacional de las cianobacterias es controlada por fuerzas químicas, físicas y por interacciones bióticas (Sommer *et al.*, 1986; Nöges *et al.*, 1998; Anneville *et al.*, 2002).

Algunas especies de cianobacterias pueden migrar verticalmente en la columna de agua, ya que presentan vacuolas de gas que les permite su flotabilidad y su migración vertical, ubicándose en determinadas capas en la columna de agua en función de las condiciones ambientales (Walsby, 1972; Walsby et Booker, 1980; Reynolds *et al.*, 1987; Walsby *et al.*, 1992).

A altas intensidades luminosas, la alta tasa de fotosíntesis hace que hidratos de carbono colapsen las vacuolas gaseosas, la densidad de las células aumenta y las algas sedimentan hacia la capas profundas donde se encuentran más nutrientes (Sondergaard *et al.*, 2003). Otras, ajustan su flotabilidad para buscar condiciones óptimas para su crecimiento entre gradientes de luz (Walsby et Booker, 1980) y nutrientes, variando sus exigencias entre las distintas especies.

1.5_Fuerzas físicas y la distribución vertical de las cianobacterias en la columna de agua

La estructura vertical del agua puede ser modificada en una escala de tiempo corto por las fuerzas físicas externas como los vientos y tormentas (Imberger et Parker, 1985; MacIntyre *et al.*, 1999; Podsetchine et Schernewski, 1999; Botte et Kay, 2002). La fuerza del viento sobre la superficie de un lago es importante para los procesos de intensidad y profundidad de mezcla entre el epilimnion y metalimnion, cambiando los gradientes térmicos y el estado de estratificación térmica (Imberguer et Hamblin, 1982; Imberger et Parker, 1985; Carmack *et al.*, 1986; MacIntyre et Jellison, 2001; Talling, 2004) ya que pueden incrementar la intensidad y la profundidad de mezcla.

En general, el viento genera corrientes en la columna de agua, debido a que proporciona gran parte de la energía cinética que se requiere para estos fines. Parte de la energía que ingresa al cuerpo de agua genera ondas superficiales e internas conocidas como seiches, mientras que el resto de la energía es utilizada en la generación de corrientes que inducen el movimiento y la circulación de las masas de agua (Hoges *et al.*, 2000; Wetzel, 2001).

Las ondas internas o seiches se crean cuando el estrés del viento fuerza a las aguas superficiales contra la parte opuesta a su dirección. Una vez el viento cesa se crea una corriente en sentido opuesto de amplitud y energía variable a nivel del metalimnion e induce ondas internas de distinta amplitud y duración (Pannard *et al.*, 2011).

La actividad de las seiches internas, puede determinar la mezcla de las aguas del metalimnion con las del epilimnion, aportar nutrientes estimulando la fotosíntesis y el crecimiento de las algas presentes o transportadas al epilimnion (Gaedke et Schimmele, 1991; Ostrovsky *et al.*, 1996).

La estructura térmica de la columna de agua es un factor determinante para la comunidad de las algas en general, incluyendo las cianobacterias, el cual controla la distribución de los nutrientes y la disponibilidad de la luz en la capa de mezcla (Diehl *et al.*, 2002), la tasa de crecimiento y la tasa de sedimentación (Ptacnikck *et al.*, 2003) y redistribución de las algas, no flageladas o con poca flotabilidad, en las diferentes profundidades. La disponibilidad de los nutrientes en las capas superficiales puede ser incrementada por la inestabilidad ocasionada por el viento en las diferentes capas de agua, en particular en el metalimnion o por una advención lateral a partir del litoral (Klein et Coste, 1984). En lagos con pocos nutrientes en la superficie algunas especies de cianobacterias que tienen un alto requerimiento en nutrientes, pueden desarrollar en profundidad si la luz esta presente.

En el metalimnion el incremento de nutrientes asociado a ondas internas y advención lateral puede ser importante para el crecimiento de las algas (Ostrovsky *et al.*, 1996; Pannard *et al.*, 2007). Según la teoría de «algal games» (Klausmier et Litchman, (2001) las algas se posicionan en la columna de agua a la profundidad en que sus recursos son óptimos.

El estrato inferior de la zona fótica la cual esta localizada entre el epilimnion y metalimnion se halla en una situación inestable en relación con el aporte de

nutrimentos y contribuye al mantenimiento de la diversidad algal. En relación con la estabilidad de la termoclina la distribución vertical se reestructura constantemente y puede estar sujeta a ritmos regulares diarios, o irregulares (caóticos) (Imberger et Parker, 1985; Pannard *et al.*, 2007).

Es así como las diferentes fuerzas físicas juegan un papel importante en la distribución y estructura de la comunidad de cianobacterias por estratos en la columna de agua, determinando una distribución heterogénea. Factores como cambios en la temperatura del aire y la radiación solar (Sommer *et al.*, 1986) la estratificación térmica y su estabilidad y los nutrientes (Cullen, 1982; Davey et Heaney, 1989; Reynolds, 1992) influyen bajo diferentes escalas de tiempo. Las especies son diferentes según que la estratificación sea muy estable, o que exista cierto grado de mezcla entre niveles próximos.

1.6 Cambios de las comunidades en el tiempo

La variación de las comunidades en el curso del tiempo (ciclo anual) abarca cambios cíclicos individuales (rítmicos) y desviaciones en la representación de las diversas especies (fluctuaciones y sucesión). El periodo de estratificación (de verano) es el segmento donde la distribución vertical de las cianobacterias es más heterogénea. Los periodos de mezcla (otoño y primavera) representarían la destrucción periódica de la heterogeneidad espacial. Algunas especies de cianobacterias son más abundantes en periodos de fuerte estratificación (verano) y otras son más abundantes en periodos de mezcla de las aguas (otoño) (Reynolds *et al.*, 1987).

Los cambios climáticos afectan la temperatura, la frecuencia e intensidad del viento y el régimen de precipitaciones (tempestades) afectando la estabilidad térmica de la columna de agua. La estabilidad de la termoclina puede afectar el nicho que ocupa cada especie de alga en la columna de agua. Sin embargo no hay muchos estudios sobre el efecto del cambio climático en la alteración de las variables físicas que controlan la estabilidad de la columna de agua, su influencia sobre la distribución

vertical de las cianobacterias, indirectamente sobre los blooms de superficie en pequeños lagos oligo-mesotrofos.

El propósito de este estudio es evaluar la influencia de algunas variables afectadas por los cambios climáticos, como la temperatura y la estabilidad de la columna de agua, sobre la distribución y composición específica de la comunidad de las cianobacterias en un pequeño lago con pocos nutrientes en el epilimnion.

Nuestras hipótesis son *i)* que en un lago con pocos nutrientes en el epilimnion las algas crecen bajo la termoclina, donde la luz y los nutrientes son disponibles *ii)* las ondas internas pueden transportarlas hacia la superficie.

Los objetivos específicos son evaluar *i)* el efecto de la temperatura sobre la composición específica de la comunidad de cianobacterias en el epilimnion *ii)* la relación de la estabilidad térmica sobre la estructura vertical y sucesión de la comunidad de cianobacterias en la columna de agua *iii)* el efecto de la estabilidad de la termoclina y los nutrientes sobre la abundancia y biomasa de especies de cianobacterias que ocupan un nicho metalimnetico.

CHAPITRE II

EFFECTO DE LA ESTABILIDAD TERMICA Y DE LA TEMPERATURA SOBRE LA ESTRUCTURA VERTICAL Y LA SUCESSION DE CYANOBACTERIAS EN LA COLUMNA DE AGUA

2.1 Résumé

Au cours des dernières années, on a connu une augmentation de la prolifération des cyanobactéries dans les lacs contenant de faibles concentrations de nutriments dans la zone de mélange (épilimnion). Le but de ce chapitre est d'estimer l'effet de la température et de la stabilité de la colonne d'eau sur la distribution spatiale, temporelle et la composition spécifique des cyanobactéries (abondance, dominance) dans la colonne d'eau d'un lac contenant de faibles concentrations de phosphore dans la zone de mélange. Les objectifs spécifiques sont de déterminer : *i*) l'effet de la température sur la composition spécifique de la communauté de cyanobactéries dans l'épilimnion ; *ii*) la relation de la stabilité thermique sur la structure verticale et la succession de la communauté de cyanobactéries dans la colonne d'eau. *iii*) l'effet de la stabilité de la thermocline et de la concentration des nutriments sur l'abondance et la biomasse des cyanobactéries qui occupent la niche métalimnétique. L'étude a été menée dans un petit lac canadien, Lac Bromont, situé dans le sud-est du Canada (Québec). L'échantillonnage a été réalisé au cours de l'été 2011 dans la zone la plus profonde du lac. La stabilité de la colonne d'eau a été calculée avec les données de température récoltées *in situ* avec trois chaînes de thermistor placées dans la zone plus profonde du lac. Toutes les semaines, on a mesuré *in situ* les profils verticaux de l'oxygène dissout et de la biomasse des classes d'algues phytoplanctoniques (fluoroprobe). On a aussi échantillonné à différentes profondeurs de l'eau pour les mesures de nutriments [phosphore (P), azote (N)] et de biomasse, abondance et richesse des cyanobactéries. Les résultats ont montré que la composition de la communauté de cyanobactéries est hétérogène et la distribution verticale de la plupart des espèces est influencée par les concentrations en P et la stabilité de la thermocline. La cyanophyte *Planktothrix agardhii* est l'espèce la plus abondante dans le lac et occupe la niche métalimnétique.

Mots-clés : *Planktothrix agardhii*, hétérogénéité spatiale, stabilité de la colonne d'eau, phosphore dissous, niche métalimnétique.

Resumen

En Québec desde hace algunos años ha aumentado la proliferación de cianobacterias en los lagos que presentan bajas concentraciones de nutrientes en la zona de mezcla. El objetivo de este capítulo es de estimar el efecto de la estabilidad de la columna de agua sobre la distribución espacial temporal y la composición específica de las cianobacterias pelágicas (abundancia, dominancia y coexistencia) en un lago que contiene bajas concentraciones de fósforo en la zona de mezcla (epilimnion). Como objetivos específicos están de determinar *i*) el efecto de la temperatura sobre la composición específica de la comunidad de cianobacterias en el epilimnion; *ii*) la relación de la estabilidad térmica sobre la estructura vertical y sucesión de la comunidad de cianobacterias la columna de agua *iii*) el efecto de la estabilidad de la termoclina y los nutrientes sobre la abundancia y biomasa de especies de cianobacterias que ocupan un nicho metalimnetico en la columna de agua. El estudio fue realizado en un pequeño lago canadiense, lago Bromont situado al sudeste de Québec. El muestreo se realizó durante el verano en la zona más profunda del lago. La estabilidad de la columna de agua se calculo con los datos de temperatura enregistraados *in situ* durante todo el periodo de estratificación. Semanalmente se midieron los perfiles de oxígeno y distribución vertical del fitoplancton (fluoroprobe) y se tomaron muestras de agua para las medidas de nutrientes [fósforo(P), nitrógeno(N)] y de variables de biomasa, abundancia y riqueza de las especies de cianobacterias. Los resultados mostraron que la composición de la comunidad de cianobacterias es heterogénea y la distribución vertical de la mayoría de las especies es influenciada por el P, y la estabilidad de la termoclina. La cianofita *Planktothrix agardhii* es la especie más abundante en el lago Bromont y ocupa un nicho metalimnetico.

Palabras claves: *Planktothrix agardhii*, heterogeneidad espacial, estabilidad de la columna de agua, fósforo disuelto, nicho metalimnetico

2.2 Introducción

En muchas regiones del mundo la dominancia de las cianobacterias en los lagos y la formación de blooms parecen estar relacionados con los cambios climáticos (Paerl et Huisman, 2009). Su incremento es el resultado de la sinergia de factores físicos y químicos más que de una sola variable (Hyenstrand *et al.*, 1998; Dokulil et Teubner, 2000; Paerl *et al.*, 2011).

Sin embargo en lagos estratificados muchos de estos factores (estabilidad térmica, nutrientes, luz) son alterados directa o indirectamente por los cambios de temperatura y la fuerza del viento. Las especies de cianobacterias potencialmente tóxicas y que forman blooms presentan su óptimo de crecimiento a altas temperaturas (Wagner et Rita, 2009), por ejemplo el género *Anabaena* presenta su óptimo de crecimiento a temperaturas elevadas (25°C) (Robarts et Zohary, 1987). Aunque hay especies que son capaces de tolerar y sobrevivir en las regiones polares a bajas temperaturas (Tang et Vicent, 1999). Los efectos de la temperatura sobre las tasas de los procesos biológicos es bien conocido, pero la importancia de la temperatura en determinar la ocurrencia de las especies de fitoplancton es poco conocido (Goldman et Ryther, 1976; Robarts et Zohary, 1987).

Aunque la temperatura no es el único factor que influye, la presencia o ausencia de una especie, sino la interacción de varios factores (Fogg, 1976). Los nutrientes, la luz y la estabilidad de la columna de agua son algunos de los factores que tienen un efecto sinérgico con la temperatura para muchas especies de cianobacterias.

El viento es una de las principales fuerzas externas que induce la inestabilidad térmica generando mezcla en la columna de agua (Goldman et Horne, 1983; Patterson, 1991; Podsetchine et Schernewski, 1999; Botte et Kay, 2002) y modificando su estructura vertical en particular la profundidad de la capa de mezcla, su intensidad, y

el gradiente térmico (Imberguer et Parker, 1985; Carmack *et al.*, 1986; McIntyre et Jellison, 2001; Talling, 2004).

Parte de la energía que ingresa al cuerpo de agua genera ondas superficiales e internas conocidas como seiches (Pannard *et al.*, 2011), mientras que el resto de la energía es utilizada en la generación de corrientes que inducen el movimiento y la circulación de las masas de agua (Wetzel, 2001).

Las ondas internas o seiches que se crean cuando el estrés del viento fuerza las aguas de la superficie del lago contra la parte opuesta a su dirección. Una vez el viento cesa se crea una corriente en sentido contrario, de amplitud y energía variable a nivel del metalimnion (Pannard *et al.*, 2011). Estas ondas han sido estudiadas principalmente en lagos de gran o mediana profundidad. A pesar de que las ondas internas ocurren en todos los lagos, su presencia ha sido poco estudiada en pequeños lagos (Lazerte, 1980; Pannard *et al.*, 2011) y sus consecuencias en la estructura de la comunidad del fitoplancton han recibido aun menos atención.

Las seiches internas, pueden determinar la mezcla de las aguas del metalimnion con las del epilimnion, aportar nutrientes de las capas profundas estimulando la fotosíntesis y el crecimiento de las algas presentes o transportadas al epilimnion (Gaedke et Schimmele, 1991).

Investigaciones recientes han mostrado que las ondas internas mueven fitoplancton a través de un campo no lineal de luz (Lennert-Coddy et Franks, 1999; Gaxiola-Castro *et al.*, 2002; Patterson, 1991) incrementando en un 20% la producción primaria en relación al gradiente luminoso (Huisman *et al.*, 1999).

El movimiento en la columna de agua, creado por las ondas internas contribuye al transporte vertical de las algas. Fuertes vientos ocasionan la mezcla de las capas superficiales con las intermedias, pudiendo transportar las colonias de cianobacterias metalimneticas hacia la superficie y ocasionar los blooms (Zhang *et al.*, 2008).

Algunas investigaciones han mostrado que en pequeños lagos estratificados la inestabilidad térmica influencia también el intercambio de nutrientes del metalimnion con el epilimnion (Sondergaard *et al.*, 1992), incrementando la concentración de nutrientes en esta capa, lo que podría favorecer el crecimiento de cianobacterias en la superficie (Carrick *et al.*, 1993; Schallenberg et Burns, 2004).

El objetivo general de este capítulo es evaluar la influencia de la temperatura y la estabilidad de la columna de agua sobre la distribución y composición específica de la comunidad de las cianobacterias en un pequeño lago estratificado, el lago Bromont el cual presenta bajas concentraciones de nutrientes en las capas superficiales (epilimnion). Como objetivos específicos están determinar *i)* el efecto de la temperatura sobre la composición específica de la comunidad de cianobacterias en el epilimnion *ii)* la relación de la estabilidad térmica sobre la estructura vertical y temporal de la comunidad de cianobacterias en la columna de agua *iii)* el efecto de la estabilidad de la termoclina y los nutrientes sobre la abundancia y biomasa de especies de cianobacterias que ocupan un nicho metalimnetico en la columna de agua.

Siendo nuestras hipótesis *i)* que en un lago con pocos nutrientes en el epilimnion las algas crecen bajo la termoclina, donde la luz y los nutrientes son disponibles *ii)* las ondas internas pueden transportarlas hacia la superficie.

El lago Bromont, ha presentado episodios de eflorescencias de cianobacterias acumuladas en el metalimnion; este lago se caracteriza por tener bajas concentraciones de nutrientes en la zona eufótica, también por presentar una distribución vertical heterogénea de la comunidad de cianobacterias (Jourdain, 2010).

2.3 Sitio de estudio

El lago Bromont está situado al sudoeste de Quebec ($45^{\circ} 16'N$, $72^{\circ} 40'W$) en una subcuenca del río Yamaska afluente de San Lorenzo, en la región de la Estrie. La superficie del lago es de $0,48 \text{ km}^2$ y la de la cuenca de drenaje es de $24,2 \text{ km}^2$ (radio de drenaje 50 m). La profundidad máxima es de 7,2 m y la media de 4,35 m. Las cianobacterias que han dominado en el lago según estudios recientes son, por orden de abundancia *Planktothrix agardhii*, *Anabaena sp* y *Aphanizomenon, sps* (Jourdain, 2010).

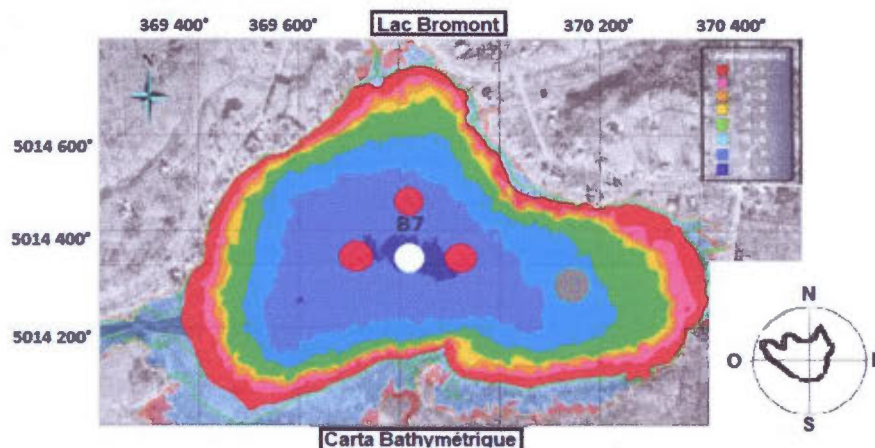


Figura 2.1 Carta batimétrica del lago Bromont. El punto blanco B7 representa la estación central (parte más profunda del lago), los puntos rojos representan la localización de la cadena de termistores y el punto gris la ubicación de la estación meteorológica. La rosa de los vientos muestra que los vientos dominantes en el lago Bromont son los vientos del Noroeste.

Chapitre 1

2.4 Estrategias de muestreo

El muestro se realizó en el verano 2011 a partir del comienzo del crecimiento de las cianobacterias, que generalmente empieza alrededor del equinocio de verano, cuando el lago está ya estratificado y se mantiene hasta el periodo de mezcla otoñal. El muestreo se realizó en la parte más profunda del lago (figura 2.1) con una frecuencia

semanal para la mayoría de las variables químicas y biológicas. Para evaluar la influencia de la estabilidad térmica, se instaló *in situ* 3 cadenas de termistores (Hobo U22 water Temp Prov V2) a cada 0,5 m durante el periodo libre de hielo (6 de junio al 6 de octubre). Los perfiles de temperaturas se registraron cada 30 minutos (figura 2.1).

En cada muestreo se midieron *in situ* los perfiles de profundidad, pH, oxígeno con una multisonda (YSI6920) y el perfil de la transmisión luminosa en la banda de absorción de la radiación fotosintéticamente activa (PAR) con un cuantímetro Licor L-1400 midiendo simultáneamente, la luz incidente (sonda de aire LI-190SA) y transmitida en la columna de agua (sonda LI-193SA esférica). El límite inferior de la zona fótica será definido por la profundidad a la que llega el 1% de la luz transmitida bajo el agua.

Para medir la abundancia y dominancia de los grandes grupos algales y su distribución en toda la columna de agua, se utilizó la técnica de fluorescencia *in vivo* con una fluoroprobe (BBE Moldaenke Version 2.2 E1 09/08). Esta sonda excita 6 longitudes de onda de excitación específicas de los principales grupos algales (Tabla 2.1) y emite entre 680-690 nm (Bleutler et al., 2002). Un logiciel incorporado al aparato (Fluoroprobe 1.9, BBE-Moldaenke) el cual calcula la biomasa ($\mu\text{g L}^{-1}$ de *Chlorophyll a* (Chl a)) de cada grupo algal a partir de los valores de emisión de la fluorescencia detectada. La calibración de la fluoroprobe utilizada es la del fabricante. La sonda detecta y corrige la materia orgánica disuelta coloreada (MODC).

La fluoroprobe también mide la temperatura del agua ($^{\circ}\text{C}$) y la profundidad en (m). Los valores iniciales en $\mu\text{g/l}$ fueron expresados en (kg) para esto se utilizó la siguiente fórmula:

$$\text{Cyano (kg)} = \text{Cyano (ug/l)} \times \text{volumen de la capa de agua (m}^3\text{)}/10^9$$

Tabla 2.1 Longitudes de onda específicas emitidas por la fluroproba y sus pigmentos asociados que caracterizan los grupos de las algas y las sustancias amarillas.

Longitudes de onda	Pigmentos	Grupos de algas
370 nm	Sustancias amarillas en el agua	
470 nm	Clorofila <i>a</i>	Cloroficea
525 nm	Xantofila, Fucoxantina y peridina	Bacillarioficea Dinoficea
570 nm	Ficoeritrina	Criptoficea
610 nm	Ficocianina	Cianoficea

En cada muestreo semanal, con una botella van-Dorn a diferentes profundidades (0,5m, 1,5m, 2,0m 3,5m, 4,5m, 5,5m y 6,5m) el agua fue colectada. Las muestras fueron guardadas en recipientes enjuagados 3 veces con el agua de la profundidad correspondiente. Las botellas opacas (previamente lavadas con detergente) se utilizaron para hacer el análisis de (Chl*a*), y conteo e identificación de las algas en el microscopio y las botellas transparentes (botellas lavadas previamente al ácido CIH 10%) fueron utilizadas para conservar las muestras de nutrientes.

En el campo se submuestreo el agua de cada profundidad para los análisis de nutrientes, nitrógeno (N) y fósforo (P). El agua para el nitrógeno total disuelto (NTD), nitritos/nitratos (NO_x) y el P total disuelto (PTD) en (duplicatas analíticas) se filtraron sobre filtros de membrana (nucleoporo policarbonato, de 0,45 μ m de poro). Para los análisis de N-total y P-total (TN y TP) ,el agua se submuestreo directamente de las botellas. Submuestras de la misma agua se conservaron en Lugol acidificado para el posterior conteo de las algas en el microscopio invertido.

2.5 Cálculo de datos físicos

Los datos de temperaturas obtenidos con los termistores, a cada 0,5m, se usaron para determinar la frecuencia de flotabilidad, la estabilidad de la termoclina y el «lake number».

Frecuencia de Brunt-Väisälä

Para calcular la frecuencia Brunt-Väisälä (flotabilidad) a cada profundidad se utilizó la fórmula de ($N^2 s^{-1}$) usando el gradiente de densidad a cada profundidad específica (z) esto fue calculado utilizando la fórmula de Thorpe et Jiang, (1998).

$$N^2 = -(\rho / dz) (g/\rho) \quad (1)$$

Donde:

ρ = Densidad del agua calculada a partir de la temperatura.

g = aceleración gravitacional de $9.8m/s^2$

Cuando N^2 es 0 la masa del agua es inestable y cuando $N^2 > 0$ el lago es más estable. La frecuencia de flotabilidad muestra la turbulencia en cada una de las profundidades de la columna de agua.

Estabilidad térmica

Se evaluó con el Índice de Schmidt, el cual permite de cuantificar la energía (vientos, tormentas) necesario para mezclar las capas de agua del epilimnion con el metalimnion. Su cálculo es basado principalmente sobre la densidad y la profundidad del agua (Soranno *et al.*, 1997).

La estabilidad de la columna de agua (índice de Schmidt) fue calculada de la siguiente manera: (Imberguer et Patterson, 1989).

$$S_t = \int_0^H g(h_v - z) \rho_z A_z dz / \rho_0 \quad (2)$$

Donde:

ρ_0 = Es la media de la densidad del H_2O (1000 kg m^{-3})

g = Constante gravitacional

A_z = El área del lago a una profundidad z

ρ_z = Densidad del H_2O a una profundidad z

Cuando el índice de Schmidt es más elevado, la estratificación es más estable.

Lake number

El «lake number» (LN) es el ratio entre la flotabilidad asociada a la estratificación térmica y la mezcla inducida por la fuerza del viento (Imberguer et Patterson, 1989).

El LN fue calculado usando la fórmula de Imberguer et Patterson, (1989) la cual fue modificada por Pannard *et al.*, (2011):

$$LN = \frac{S_t (H - h_t)}{u_*^2 A_s^{3/2} (H - h_v)} \quad (3)$$

H = profundidad máxima del lago

h_t = espesor de la masa del agua comprendida entre los sedimentos y la termoclina

A_S = área total del lago

h_v = altura de la columna de agua en la parte más profunda

u_* = velocidad del agua debida al viento

u_* = velocidad del agua debida al viento fue calculada de la manera siguiente:

$$u_* = U \sqrt{C_D^S \rho_a / \rho_0}$$

Donde U es la velocidad del viento (m s^{-1}) a una altura de 10m por encima del suelo, ρ_a es la densidad del aire, C_D^S es el coeficiente de arrastre del viento ($1,3 \times 10^{-3}$) (Imberguer et Patterson, 1989).

Un valor de LN que es inferior a 1 significa que la columna de agua está enteramente mezclada. Un valor cercano a 1 indica que hay upwelling de las aguas provenientes del hipolimnion. Un valor entre 1 y 10 indica la presencia de ondas internas y un valor superior a 12 significa que hay condiciones estables y calmadas en la columna de agua (Robertson et Imberger, 1994).

Los valores de temperatura obtenidos a partir de los termistores también se usaron para realizar el perfil espacio-temporal de temperatura durante el periodo de muestreo.

2.6 Análisis de Laboratorio

2.6.1 Clorofila

La $chl a$ se extrajo con etanol 95% caliente (Nush, 1980). El dosage fue realizado por la técnica de espectrofotometría a una longitud de onda de 665 nm y 750 nm antes y después de una acidificación con HCL (0,01N) (Sartory et Großelaar, 1984).

2.6.2 Denombramiento de fitoplancton

Para la identificación y conteo de cianobacterias se utilizó el método de Utermöhl en donde se sedimentaron las muestras para poder realizar el respectivo denombramiento. Para esto se llenaron las cubetas con las respectivas muestras (botellas de fitoplancton). Inicialmente las botellas se agitaron por aproximadamente durante 1 minuto, luego se sedimentaron en las respectivas cubetas de sedimentación entre 7 a 10 ml dependiendo de la densidad del fitoplancton y para las muestras de los blooms se sedimentaron entre 0,5 ml y 1 ml, durante 24 horas (el volumen que se utilizó para la sedimentación de la muestra de blooms dependió de su densidad).

Una vez los organismos concentrados por la técnica de Utermöhl se empleó el microscopio invertido en contraste de fase interferencial (Leica DMIRB), el cual se utilizó para el denombramiento de las especies, es decir la identificación de las especies, conteo de células, cálculos de abundancia, cálculos del biovolumen (medida de sus respectivas dimensiones largo, ancho y espesor), el biovolumen se utilizó para realizar los cálculos de biomasa. En el microscopio invertido se realizó el denombramiento a 40 x (objetivo) haciendo un barrido de la placa en forma de Z contándose en 15 campos consecutivos, cuando no se encontraron nuevas especies a 40x (objetivo) se pasó a denominar toda la placa, a 10 x (objetivo) y se denominaron las especies no encontradas.

Para calcular la frecuencia de cada una de las especies durante todos los muestreos se calculó la ocurrencia para cada especie, en cada una de las capas de la columna de agua, para cada una de las fechas de muestreo. La ocurrencia fue definida como el número de veces que una especie es observada en cada capa térmica (epilimnion, metalimnion e hipolimnion) a lo largo del muestreo. Como en cada capa térmica se había muestreado a más de una profundidad, para cada muestreo se sumaron la ocurrencia de la especie en las profundidades correspondientes. Se consideró una especie frecuente cuando su ocurrencia era ≥ 10 .

2.7 Nutrientes

Nitrógeno (N)

Las muestras de N fueron medidas en sus formas de NT, NTD, y $\text{NOX} = \text{NO}_3 + \text{NO}_2$. Las muestras de NT y NTD fueron digeridas con persulfato de potasio en la autoclave durante 2 horas a 121 psi, a fin de transformar todo el N orgánico de NT y NTD, en inorgánico (NO_x). El NO_x disuelto y el resultante de la oxidación fue analizado según el método de Stainton, Capel et Armstrong, (1974).

Fósforo (P)

El P se midió bajo las formas de TP y DP, estas muestras se digirieron con persulfato de potasio según el método antes descrito para el N, a fin de transformar todo el fósforo en ortofosfato (PO_4). Las concentraciones de TP y DP son cuantificadas por el método colorimétrico de Murphy et Riley, (1962) modificado descrito por Wetzel et Likens, (1991).

Tasa de liberación de fósforo (DP)

La tasa de relargage de fósforo hipolimnion fue calculada utilizando el método de (Nürnberg, 2009): del 11 de julio al 22 de agosto (41 días)

$T_{int} = [DP_{t_2}] \times V_{t_2} / A_{6,5} t_2 - [DP_{t_1}] \times V_{t_1} / A_{6,5} t_1$ donde:

T_{int} = Tasa de liberación de fósforo (DP) ($\text{mg} / \text{m}^2 / \text{días}$)

t_2 = Fecha final en el periodo de estratificación

t_1 = Fecha inicial en el periodo de estratificación

V = Volumen del lago en m^3

$A_{6,5}$ = Superficie del lago en el punto de muestreo del hipolimnion en m^2 .

2.8 Datos meteorológicos.

Los datos de la cantidad de lluvia y irradianza solar, se obtuvieron a partir de la estación meteorológica instalada en el lago Bromont; los datos de intensidad y velocidad del viento se obtuvieron de la estación meteorológica de Granby, ya que la estación meteorológica del lago Bromont tuvo problemas técnicos en la toma precisa de los datos. La distancia de entre el lago Bromont y la estación meteorológica de Granby es de 20 km.

2.9 Análisis estadístico de los datos

Para comprender y evaluar la influencia de variables ambientales como temperatura, luz, y los indicadores de la estabilidad de la columna de agua sobre la abundancia de las especies en las diferentes profundidades, se utilizó el análisis canónico de correspondencia (CCA) usando Canoco 4.5 (TerBraak et Verdonschot, 1995). El CCA nos permitió caracterizar temporalmente y espacialmente la comunidad de cianobacterias (Legendre et Legendre, 1998). Para el análisis de los datos y las gráficas de distribución espacio temporal de las variables físicas y biológicas se utilizó el software estadístico llamado JMP (SAS) y Kaleidagraph, respectivamente.

2.10 RESULTADOS

2.10.1 Datos meteorológicos

La precipitación fue más abundante a principios de verano (junio y mediados de julio) y al final del verano se presentaron pocas precipitaciones (figura 2.2).

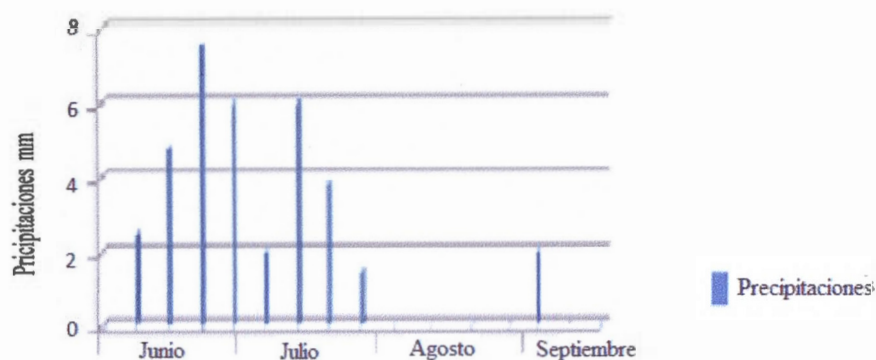


Figura 2.2 Precipitación diaria medida en la estación meteorológica del lago Bromont verano 2011.

Los vientos del oeste son los predominantes durante el estudio (figura 2.1). Los valores máximos de velocidad del viento en los días de muestreo vario de 2 a 3m/s. Los valores más elevados fueron para comienzos y finales de junio, julio, y agosto y mediados de septiembre en donde se presentaron vientos máximos (APENDICE A). Se presentaron vientos fuertes en la misma dirección para finales de julio y comienzos, mediados de agosto y septiembre y comienzos de octubre.

2.10.2 Variables Físicas

Durante el periodo de estratificación, la temperatura en el epilimnion varía desde los 22°C a los 27°C, de los 8°C a 12°C en el hipolimnion y de los 12°C a 22°C en el metalimnion. Las más altas temperaturas, superiores a 26°C se presentaron a mediados de julio y mediados de agosto. Al comienzo del muestreo el lago ya estaba estratificado con un epilimnion somero, entre 2 y 3 m. Hasta mediados de julio el epilimnion fue muy inestable con intrusiones hacia el metalimnion.

A finales de verano (25 de agosto) hubo un abrupto descenso de la termoclina a 4,5 m, pero volvió a estratificarse someramente la segunda semana de septiembre. Al final del muestreo, en el periodo otoñal (finales de septiembre y comienzos de octubre) la columna de agua estaba mezclada de 0 a 6 m (figura 2.3).

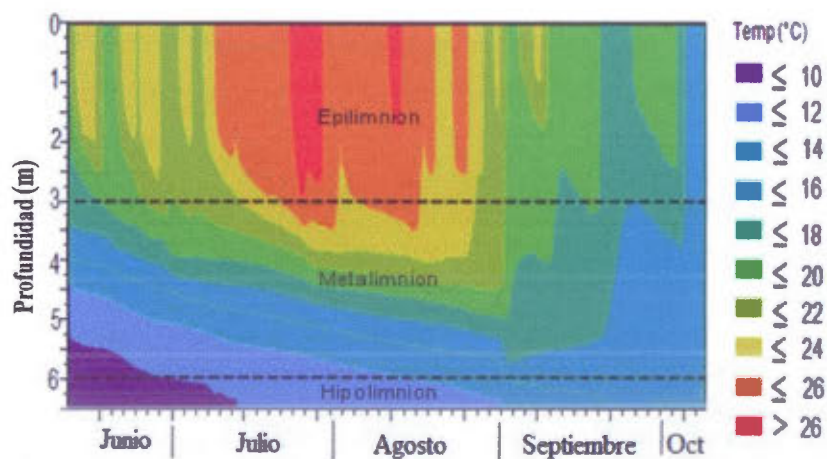


Figura 2.3 Evolución espacio-temporal de la temperatura del agua, en la estación central, del lago Bromont. A título indicativo, se marco la profundidad media en cada capa epilimnion, metalimnion e hipolimnion con una línea recta, aunque la profundidad de las capas cambia frecuentemente en el transcurso del verano.

Con respecto a la distribución del N^2 durante el periodo de muestreo una baja frecuencia de flotabilidad en el epilimnion cuando N^2 es alrededor de 0, (figura 2.4), en esta capa se midieron un mayor numero de oscilaciones durante el periodo de fuerte estratificación. Para el metalimnion el N^2 presento los valores mas altos ($N^2 \geq 0$) particularmente en el periodo en que se presentaron las temperaturas mas elevadas (a mediados de julio y finales de agosto) (figura 2.3), en el cual la columna de agua, estaba fuertemente estratificada y la termoclina muy estable (figura 2.5).

Para el hipolimnion durante el verano y el inicio del otoño, se observo valores de N^2 pequeños, es decir se presento una alta frecuencia de flotabilidad, posiblemente debido a la influencia de las ondas internas profundas que desbalancean la estabilidad del hipolimnion (figura 2.4).

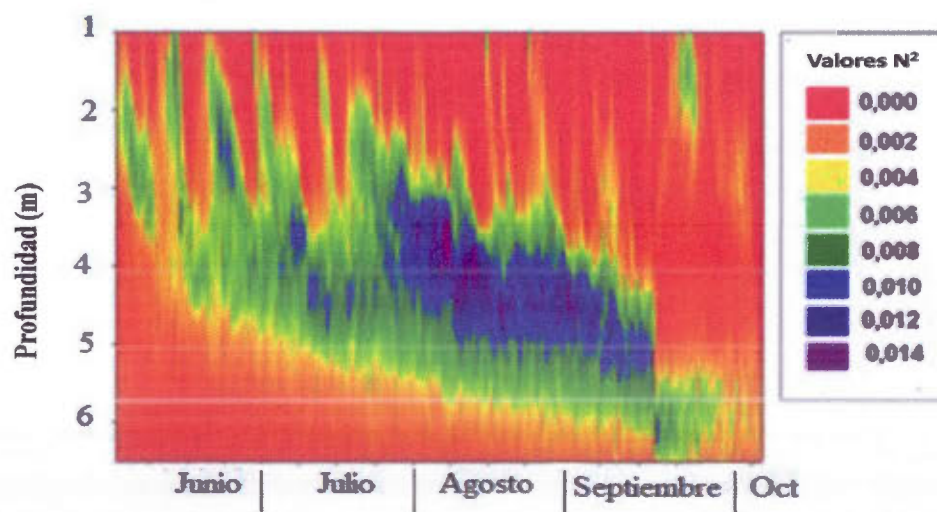


Figura 2.4 Distribución espacio-temporal frecuencia de flotabilidad N^2 , en la estación central del lago Bromont

El índice de Schmidt indica que la estabilidad de la termoclina fue más baja en junio y de comienzos de agosto hasta el final del muestreo. En julio y a principios de agosto la termoclina se mantuvo muy estable coincidiendo con las altas temperaturas en el epilimnion. La baja del índice y sus oscilaciones subsecuentes corresponden a periodos de fuerte inestabilidad con desestratificación parcial y restratificación mencionados antes (figura 2.5).

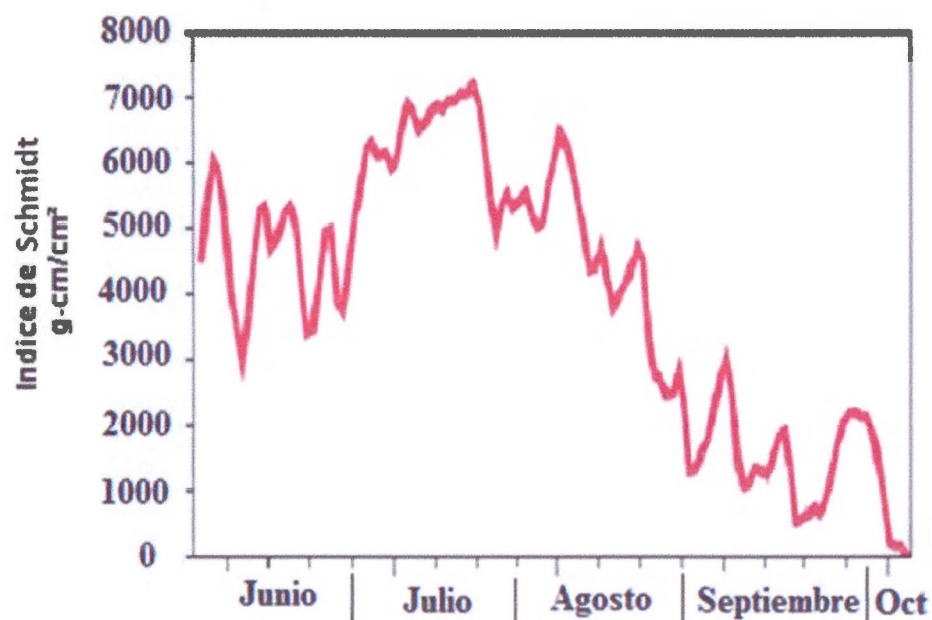


Figura 2.5 Distribución temporal de la estabilidad de la termoclina, medida por el índice de Schmidt en la estación central del lago Bromont

El LN muestra que durante todo el periodo del verano hay la presencia de ondas internas en el metalimnion y «upwelling» de las aguas hipolimneticas en junio y a finales de agosto y septiembre. Para mediados de julio y comienzos de agosto el lago se encuentra fuertemente estratificado y el «lake number» es a menudo más alto que 12 (figura 2.6).

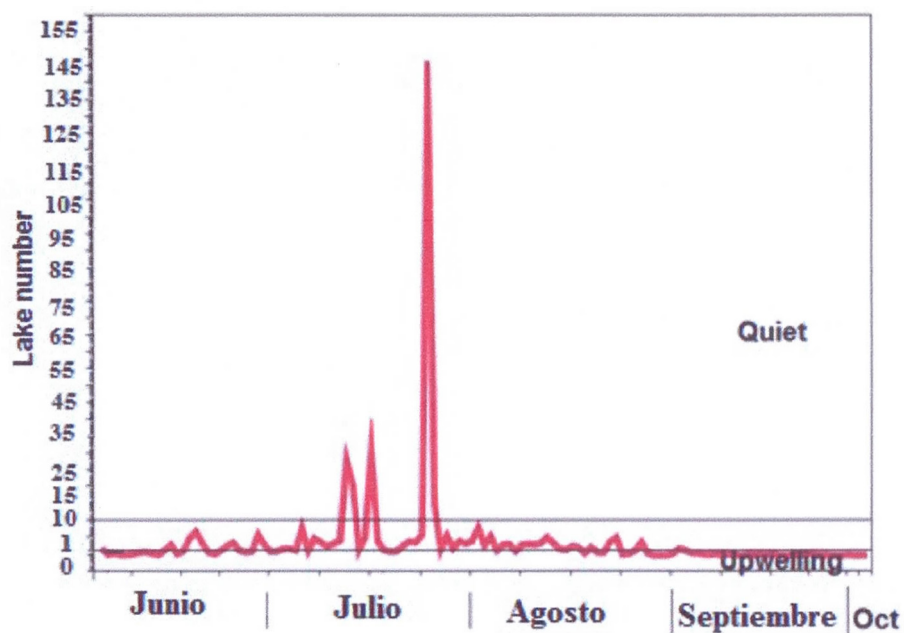


Figura 2.6 Distribución temporal del «Lake number» en la estación central del lago Bromont

En la figura 2.7 se observa la evolución de la penetración de la luz en la columna de agua que presenta claramente tres periodos. Al principio del muestreo, alrededor del equinoccio del verano y durante el periodo de fuerte estratificación y la luz penetra hasta los 4,8m, (mediados de julio y comienzos de agosto). Es en este periodo en el metalimnion es cuando se presentan el máximo de cianobacterias (figura 2.13). A

mediados de agosto la zona eufótica disminuye de más de 2m y se mantiene alrededor de 2,5m. Hacia el otoño la penetración de la luz aumenta ligeramente y la zona fótica llega hasta 3,5-4m.

Este ligero aumento de la zona eufótica a finales de verano coincide con el inicio de la desestratificación del lago que disminuye la concentración de las algas en el meta-hipolimnion.

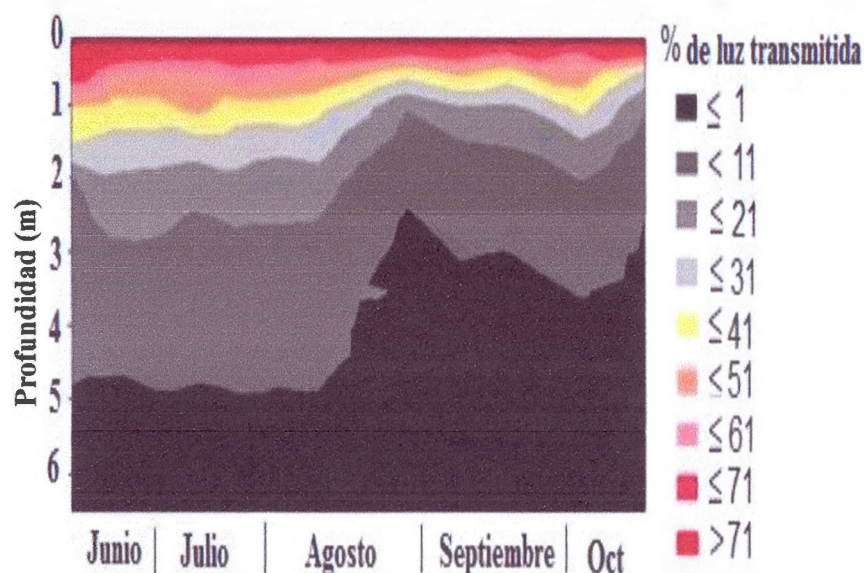


Figura 2.7 Distribución espacio-temporal del porcentaje de luz transmitida (fotosintéticamente disponible, PAR) en la columna de agua en la estación central del lago Bromont.

2.10.3 Variables químicas

La distribución del $O_2 \geq 90$ (%) muestra en general una saturación en el epilimnion y las capas superficiales del metalimnion; por el contrario para la zona profunda del metalimnion y hipolimnion hay una hipoxia ≤ 5 (%), es en estas capas que para

mediados de julio y comienzos de agosto los valores de (%) de O_2 bajan hasta 0% en los últimos 2 metros y la anóxia persiste en el periodo de desastratificación térmica parcial (Figura 2.8).

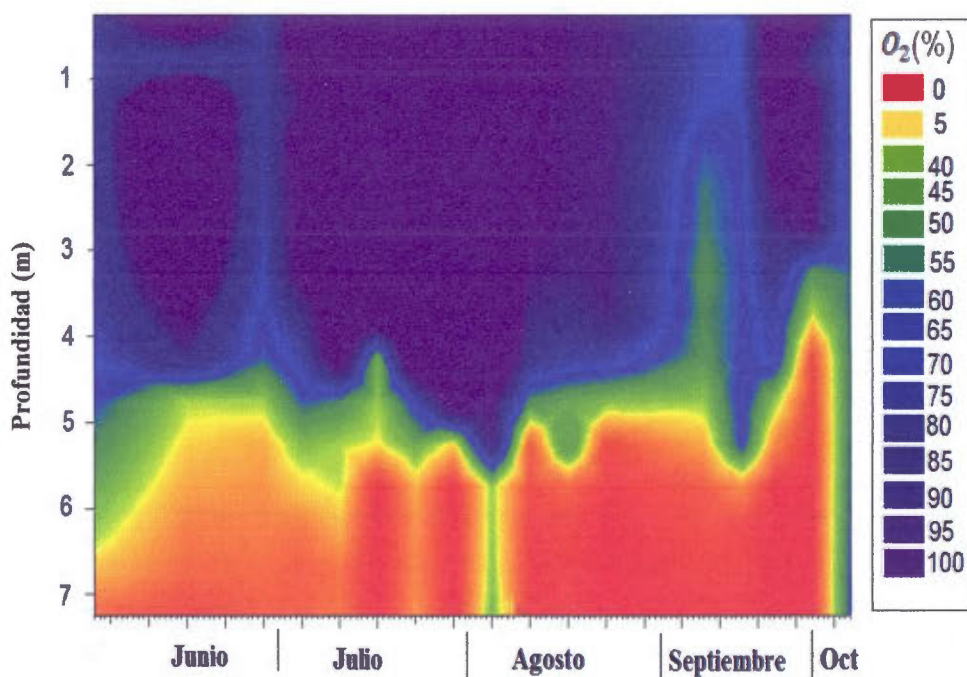


Figura 2.8 Distribución espacio-temporal del porcentaje de saturación del oxígeno O_2 en la estación central del lago Bromont

El lago Bromont presenta bajas concentraciones de fósforo disuelto (DP) en el epilimnion, ($2 \mu\text{g/l}$ a $10 \mu\text{g/l}$) característicos de un lago oligo-mesotrófico durante el periodo de estratificación en primavera y verano. Sin embargo a el inicio del verano el DP fue aumentando en las capas profundas a concentraciones superiores ($12 \mu\text{g/l}$ a $16 \mu\text{g/l}$). El DP que proviene de los sedimentos tiende a acumularse en el hipometalimnion. Los sedimentos del lago Bromont son una fuente importante de fósforo

durante el verano y el inicio del otoño. En el epilimnion, los gradientes de nutrientes variaron en función de la estabilidad térmica.

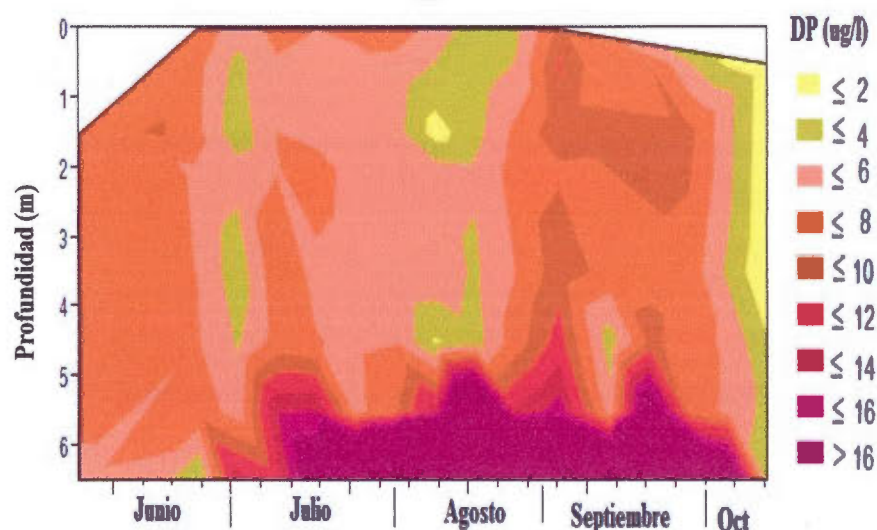


Figura 2.9 Distribución espacio-temporal del fósforo disuelto (DP) en la estación central, del lago Bromont.

A mediados de julio y a partir de finales de agosto a consecuencia de la inestabilidad producida por las ondas internas, el agua profunda se mezcla con la del metalimnion y esta con la del epilimnion enriqueciendo ligeramente en DP, las capas intermedias y superiores. En el periodo de desestratificación al inicio del otoño, el DP se distribuye uniforme en toda la columna del agua, disminuyendo su concentración (figura 2.9).

La tasa de liberación de fósforo durante el periodo de fuerte estratificación térmica fue de $1,36 \text{ (mg/m}^2/\text{dia)}$ para el DP y de $1,72 \text{ (mg/m}^2/\text{dia)}$ para el TP. El aumento de fósforo en el hipolimnion y liberación comenzaron para el periodo de anóxia que fue durante el periodo de de fuerte estratificación térmica (figura 2.8), el cual comenzó el 11 de julio y terminó el 22 de agosto, durante este periodo la tasa de

relargage de DP estuvo en un intervalo de (0,62–4,76. mientras que para el TP fue de (0,31-17,13) ($\text{mg}/\text{m}^2/\text{dia}$) (tabla 2.2)

Tabla 2.2 Tasa de relargage o liberación de fósforo bruto calculado en el hipolimnion durante el periodo de mayor estabilidad de la columna de agua, del 11 de julio al 22 de agosto, los valores extremos calculados por semanas (6 semanas).

Fechas	Tasa de relarge DP ($\text{mg}/\text{m}^2/\text{dia}$)	Tasa de relargage TP ($\text{mg}/\text{m}^2/\text{dia}$)
11 de julio al 22 de agosto	1,36 (0,62 a 4,76)	1,72 (0,31 a 17,13)

El nitrógeno disuelto (ND) presentó la concentración más elevada cerca de los sedimentos de mediados de verano y comienzo del otoño (12 a 16 μl) (figura 2.10). Por el contrario, la concentración del NOx fue más elevada a comienzos del verano en epilimnion y metalimnion (80 a 120 μl) que el hipolimnion (figura 2.11).

Las diferencias en la distribución espacio-temporal del ND y del NOx, pueden ser debidas à que el NOx se desnitrifica en las capas profundas y el amonio, proveniente de los sedimentos, aumenta la concentración total de ND. Por problemas técnicos no se midió el amonio en el verano 2011 (figura. 2.11).

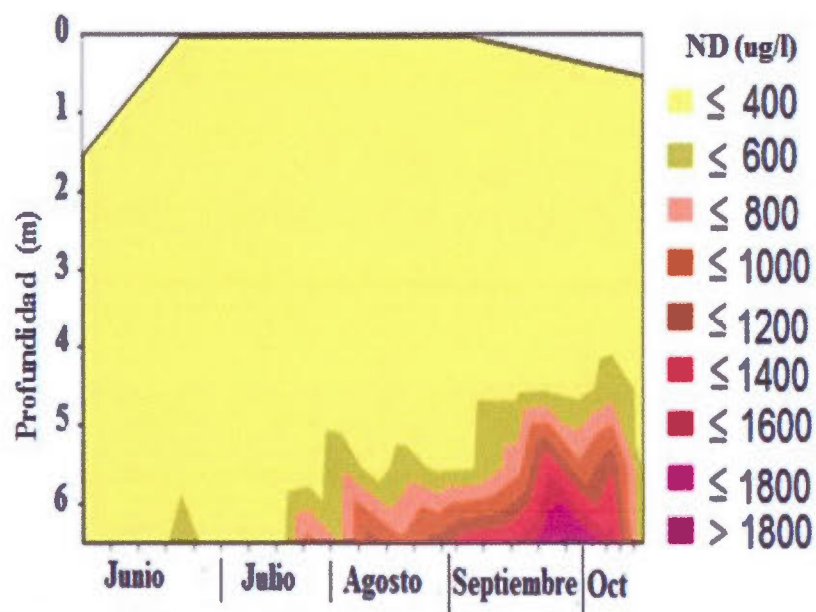


Figura 2.10 Distribución espacio-temporal del nitrógeno disuelto (DN) en la estación central, lago Bromont.

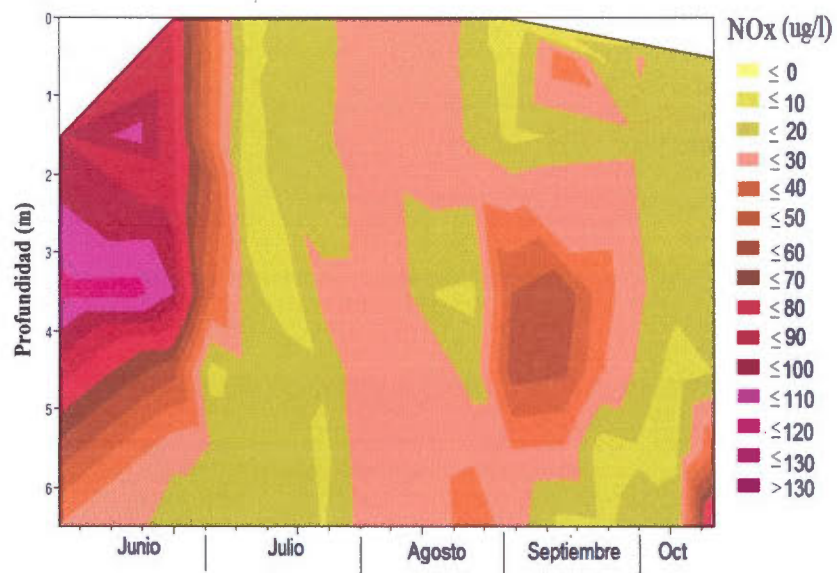


Figura 2.11 Distribución espacio-temporal del nitrato+ nitrito (NOx) en la columna de agua, de la estación central, lago Bromont

2.10.4 Resultados biológicos

Distribución del fitoplancton

Las cianobacterias son el grupo más abundante del fitoplancton de final de primavera (20%) y (84%) durante todo el verano hasta principios del otoño.

Los otros grupos algales están poco representados excepto hacia finales de primavera, donde las diatomeas son dominantes (45%), siguiéndole las criptófitas que siempre están presentes (25%) en junio antes del solsticio de verano, representando para finales de septiembre el (8%) de la biomasa total. Las clorófitas fueron relativamente importantes al comienzo del verano (18%) y muy escasas en el resto del muestreo (5%). Las diatomeas aumentan en septiembre representando hasta el (30%) de la biomasa total (figura 2.12).

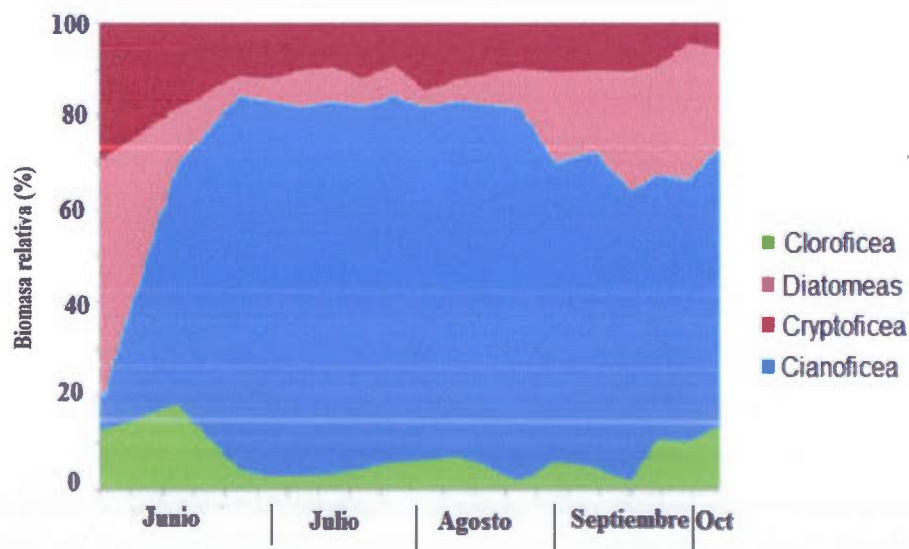


Figura 2.12 Porcentaje de la distribución temporal de la biomasa de los principales grupos algales fitoplanctónicos medidos con el biovolumen en la estación central, lago Bromont para toda la columna de agua.

La mayor concentración de cianobacterias se observó en las profundidades del meta-hipolimnion, con un máximo de biomasa en el periodo de mayor estabilidad (figura 2.13). Sin embargo durante todo el periodo de muestreo del 2011, se presentaron blooms de cianobacterias de las algas metalimneticas en la superficie del lago (figura 2.17).

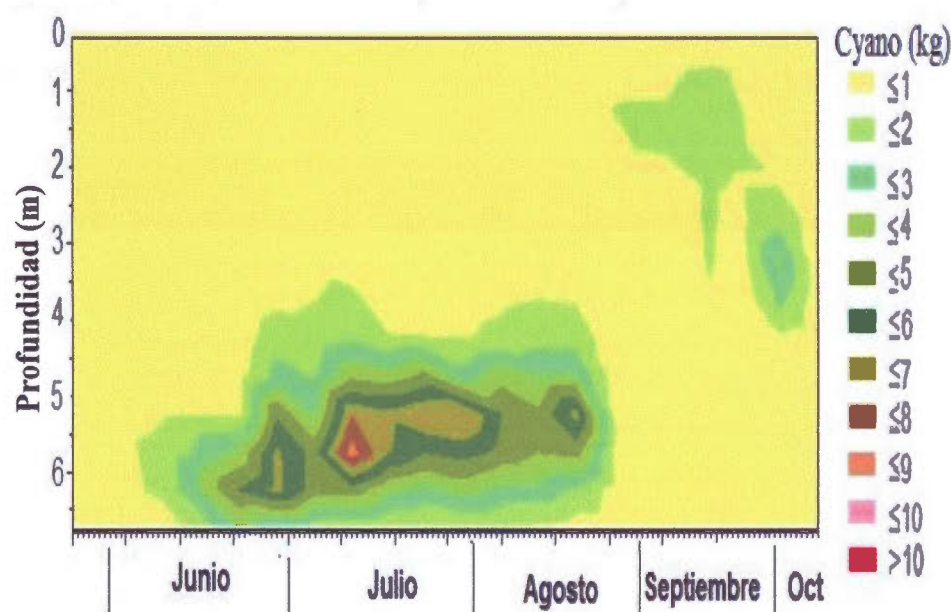


Figura 2.13 Distribución espacio-temporal de cianobacterias medidos por la fluroproba, en la estación central, lago Bromont. Los valores iniciales en $\mu\text{g/l}$ fueron expresados en (kg).

Respecto a la riqueza total de especies por cada capa, se encontró que para el epilimnion hubo un total de (30 especies), para el metalimnion (27 especies) y hipolimnion (15 especies).

Las tablas 2.3 y 2.4 y 2.5 presentan la ocurrencia de las especies más frecuentes de cianobacterias respectivamente en el epilimnion, metalimnion y hipolimnion. Las especies presentadas en las tablas son las especies más ocurrentes (≥ 10) es decir las especies más frecuentes.

Tabla 2.3 Ocurrencia de las especies de cianobacterias frecuentes en el epilimnion del lago Bromont (11 especies).

Especies	Ocurrencia
<i>Aphanothece clathrata brevis</i>	53
<i>Anabaena flos-aquae</i>	48
<i>Planktothrix agardhii</i>	39
<i>Aphanizomenon gracile</i>	37
<i>Woronichinia naegeliana</i>	34
<i>Aphanizomenon flos-aquae</i>	27
<i>Anabaena spiroides</i>	22
<i>Aphanizomenon flexuosum</i>	16
<i>Anabaena catenula solitaria</i>	12
<i>Microcystis flos-aquae</i>	12
<i>Anabaena solitaria planctonica</i>	10

Tabla 2.4 Ocurrencia de las especies de cianobacterias frecuentes en el metalimnion del lago Bromont (8 especies).

Especies	Ocurrencia
<i>Aphanothece clathrata brevis</i>	35
<i>Planktothrix agardhii</i>	33
<i>Aphanizomenon gracile</i>	26
<i>Anabaena flos-aquae</i>	25
<i>Woronichinia naegeliana</i>	25
<i>Aphanizomenon flexuosum</i>	14
<i>Arthospira gometiana</i>	12
<i>Anabaena solitaria planctonica</i>	9

Tabla 2.5 Ocurrencia de las especies de cianobacterias frecuentes en el hipolimnion del lago Bromont (3 especies).

Especies	Ocurrencia
<i>Planktothrix agardhii</i>	17
<i>Aphanothece clathrata brevis</i>	14
<i>Arthospira gometiana</i>	14

Las especies más recurrentes son, *A.flos-aquae*, y *A.calthrata brevis* en el epilimnion (tabla 2.3) *P.agardhii* y *A.clathrata brevis* en el metalimnion (tabla 2.4); *P.agardhii* en el hipolimnion (Tabla 2.5).

Tomando en cuenta la distribución espacio-temporal de todo el verano, la riqueza en especies de cianobacterias con una ocurrencia ≥ 10 es superior en el epilimnion (11 especies) y metalimnion (8 especies) que en el hipolimnion (3 especies).

En términos de biomasa se observó una sucesión estival y una distribución heterogénea de las especies en el espacio y tiempo. Para el epilimnion, en general todas las especies están presentes durante todo el verano pero a concentraciones variables (figura 2.14 a). Cuando se analiza con detalle la distribución de las especies en las distintas profundidades del epilimnion, sorprendentemente encontramos una heterogeneidad espacial muy marcada.

Mientras que para el metalimnion las especies con mayor biomasa al comienzo del verano fueron *A.flos-aquae* mientras que para mediados de verano las especies cambiaron a *P.agardhii* y *Aph. flexuosum* siguiendo para el periodo del comienzo del otoño *Art. gometiana* y con *Aph. flos-aquae*.

Para el hipolimnion durante el verano presentó mayor biomasa *P.agardhii* mientras que para el inicio del otoño lo fue *Art.gometiana* seguido de *Aph. flos-aquae* y *W.nageliana*.

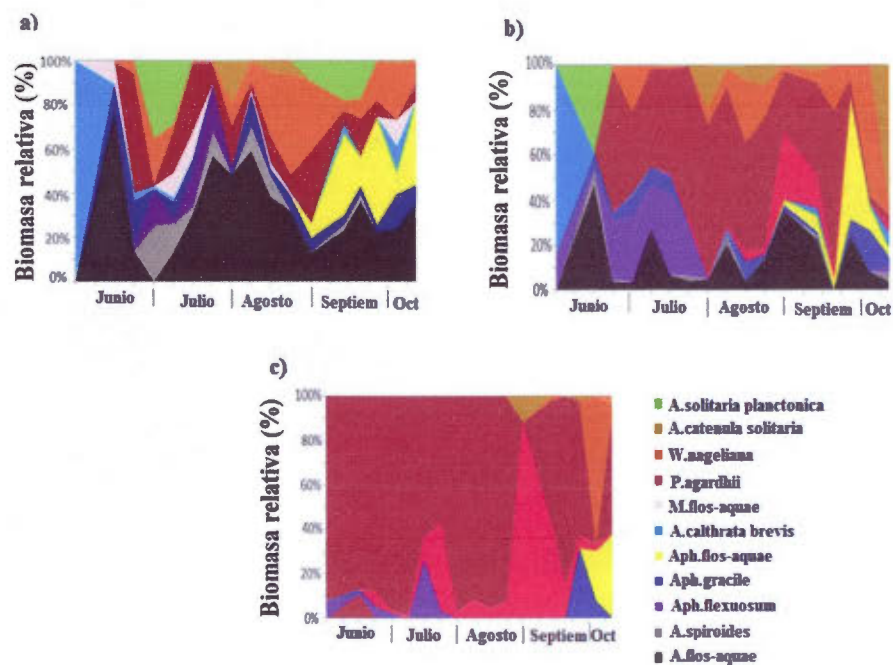


Figura 2.14 Biomasa relativa (%) de especies de cianobacterias a)Epilimnion. b) Metalimnion. C) Hipolimnion.

La mayor concentración de *P.agardhii* (especie dominante en el lago Bromont), se presentó durante el periodo de fuerte estratificación térmica (junio, julio y comienzos de agosto). Esta especie vive en zonas profundas ocupando un nicho meta-hipolimnetico en este lago (figura 2.15).

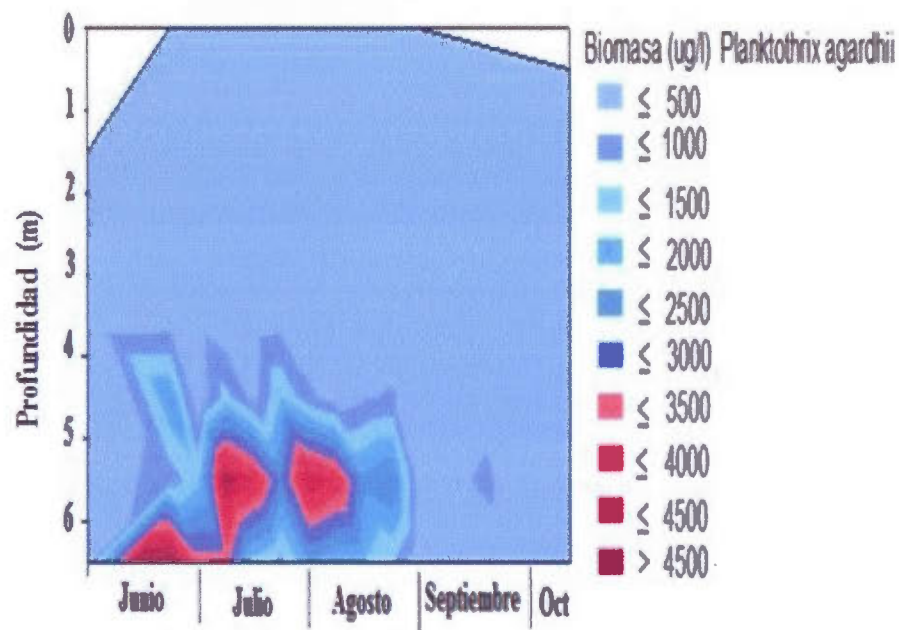


Figura 2.15 Distribución espacio-temporal de la biomasa de *P.agardhii* en la columna de agua.

En el epilimnion *A.flos-aquae* es una de las especies más dominantes específicamente a profundidades de 0m y 1,5m durante el periodo de máxima estratificación del lago Bromont, para comienzos y mediados de agosto (figura 2.16). La aparición de *P.agardhii* en las diferentes profundidades del epilimnion 0m para 4 de julio y 0 y 0,5m para el 1 de agosto y 15 de agosto, coincide con las fechas donde se presentaron blooms de esta especie en la superficie (figura 2.16).

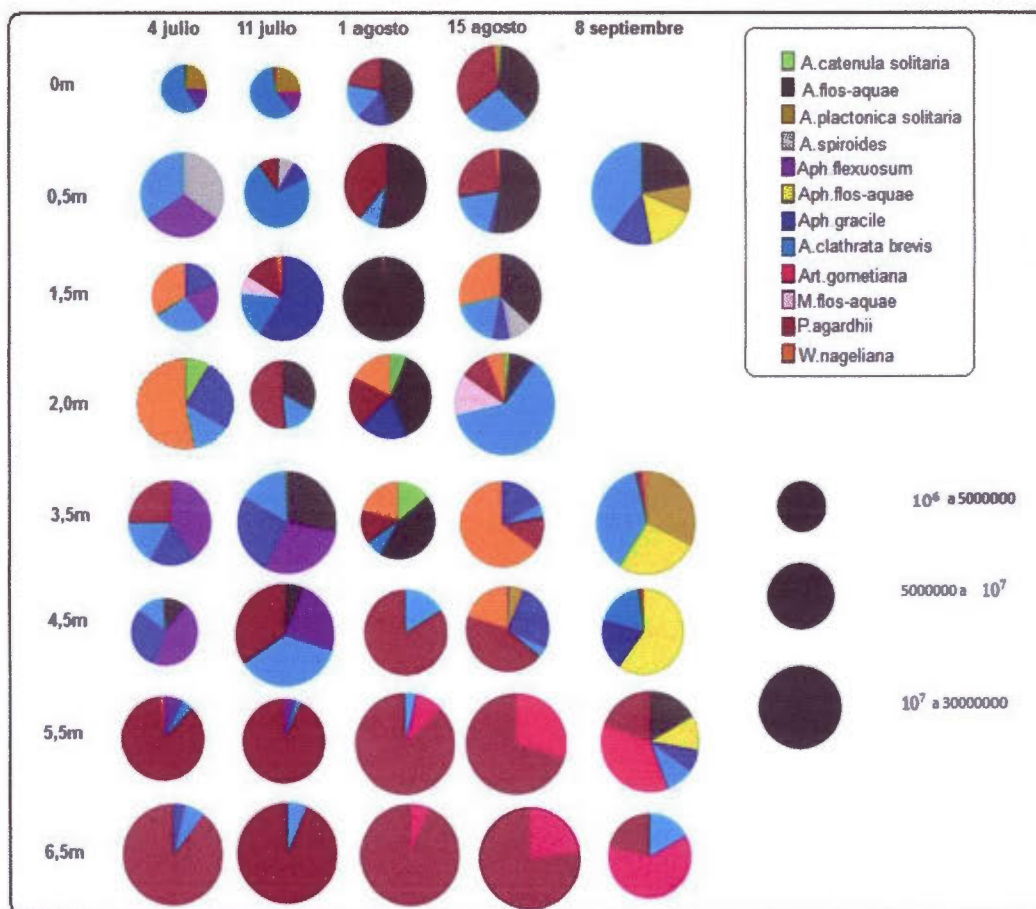


Figura 2.16 Abundancia relativa (cel/l) de especies dominantes de cianobacterias por profundidades de muestreo y para algunas fechas representativas de cambios importantes en su distribución. El diámetro del círculo es proporcional a la abundancia total de las especies.

Por el contrario para la zona profunda del metalimnion y hipolimnion se observa más uniformidad en la composición de las especies (9 especies) siendo la dominante es *P. agardhii* la cual es la especie más abundante durante el verano, coexistiendo con *Aph. flexuosum* y *Aph. gracile* mientras que *Aph. flos-aquae* pasa a dominar después de la mezcla parcial de finales de agosto. En el hipolimnion para mediados a finales de

verano *P.agardhii* sigue dominando siendo remplazada por *Artosphira gometiana* para el inicio del periodo otoñal (figura 2.16).

Los blooms de cianobacterias se presentaron durante todo el periodo de muestreo, *Anabaena flos-aquae* fue la especie causante de blooms para comienzos verano, *P.agardhii* lo fue para mediados y finales del verano y comienzos del otoño, donde se presentaron también algunas colonias de *W.nageliana* (figura 2.17).

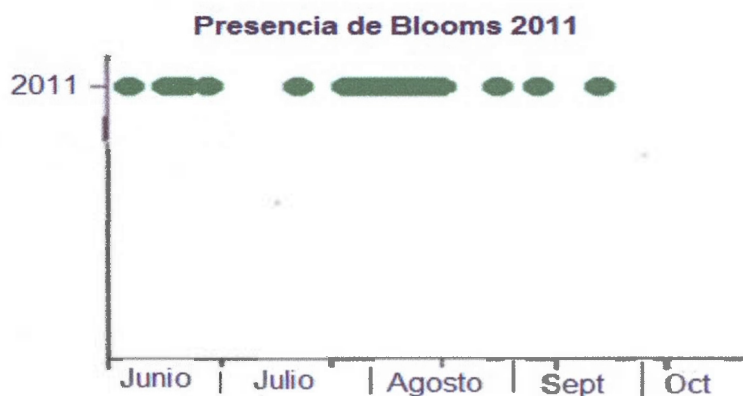


Figura 2.17 Presencia Blooms 2011.

2.10.5 Variables que controlan la distribución de las especies de cianobacterias

Los análisis canónicos de correspondencia (CCA) se realizaron para todo el periodo de muestreo en toda la columna de agua. Las variables ambientales que determinan el primer eje (explica 51,0% de la varianza) son la temperatura del agua, N^2 y el DP, ND. El eje 2 (explica 29,9% de la varianza) viene definido por el índice Schmidt y «lake number», y el tercer eje (explica el 8,8% de la varianza) esta definido por la luz (Tabla 2.7). Los análisis de CCA, mostraron que la especie dominante *P.agardhii*, que ocupa la zona metalimnetica y hipolimnetica, tiene una relación positiva con los nutrientes (DP y ND) es decir que los nutrientes explican la abundancia de esta especie en el lago Bromont y tiene una relación negativa con la luz, la temperatura

del agua y la frecuencia de flotabilidad. Es decir que en el lago Bromont *P.agardhii* tolera bajas condiciones de temperatura, luz y alta flotabilidad. *A.flos-aquae*, la especie dominante en las aguas superficiales presenta una relación positiva con la luz, la temperatura, la frecuencia de flotabilidad y el nitrato NO_x . *Arhospira gometiana* coexiste con *P.agardhii* a finales de verano y comienzos de otoño, en profundidades hasta 6,5 m donde se encuentran gran cantidad de nutrientes. *Aphanizomenon flexuosum* tiene relacion con el índice de Schmidt y el «lake number». *Aph.flos-aquae* es muy abundante después de la mezcla parcial del finales de verano. En el analisis canonico de correspondencia (CCA) esta especie es muy alejada de las variables fisicas y quimicas.

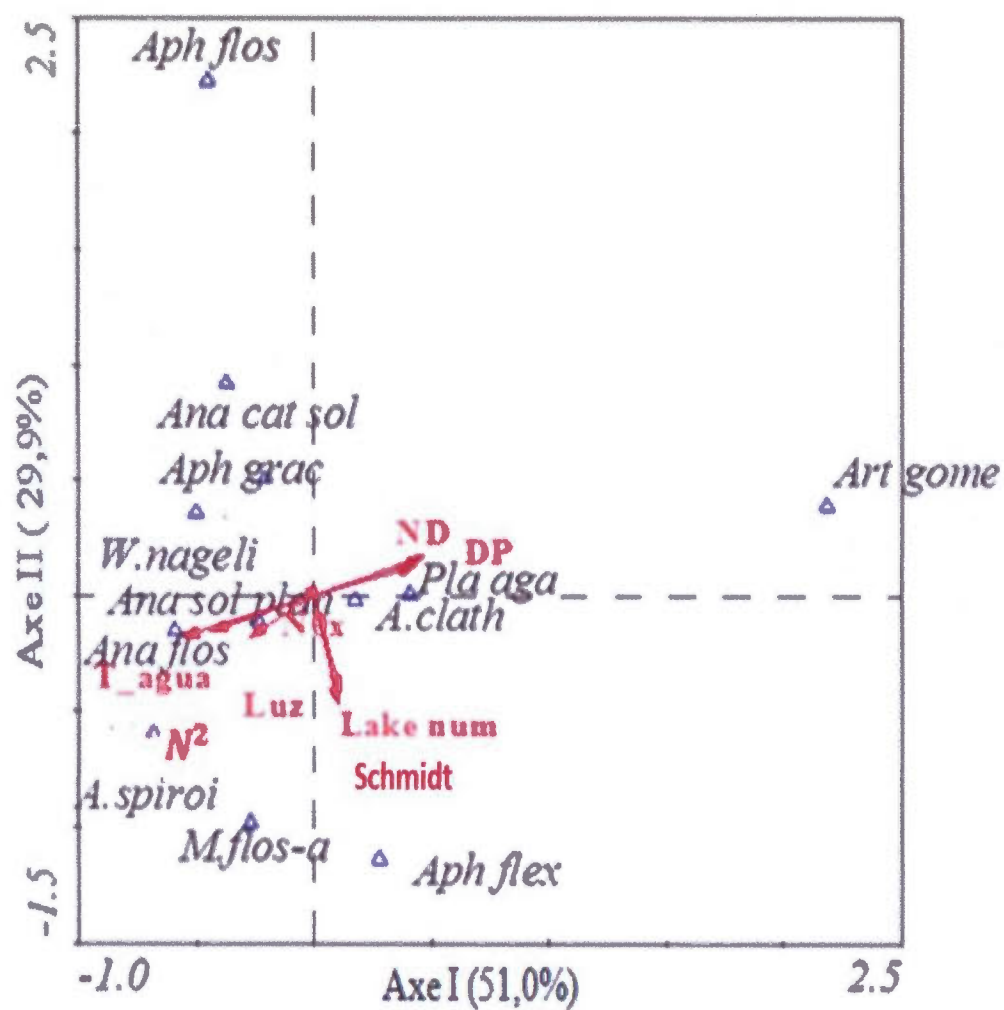


Figura 2.18 Eje I y II del CCA presentado la abundancia de especies de cianobacterias (triangulos) y variables medio ambientales internas (flechas rojas) en toda la columna de agua de la estación central del lago Bromont.

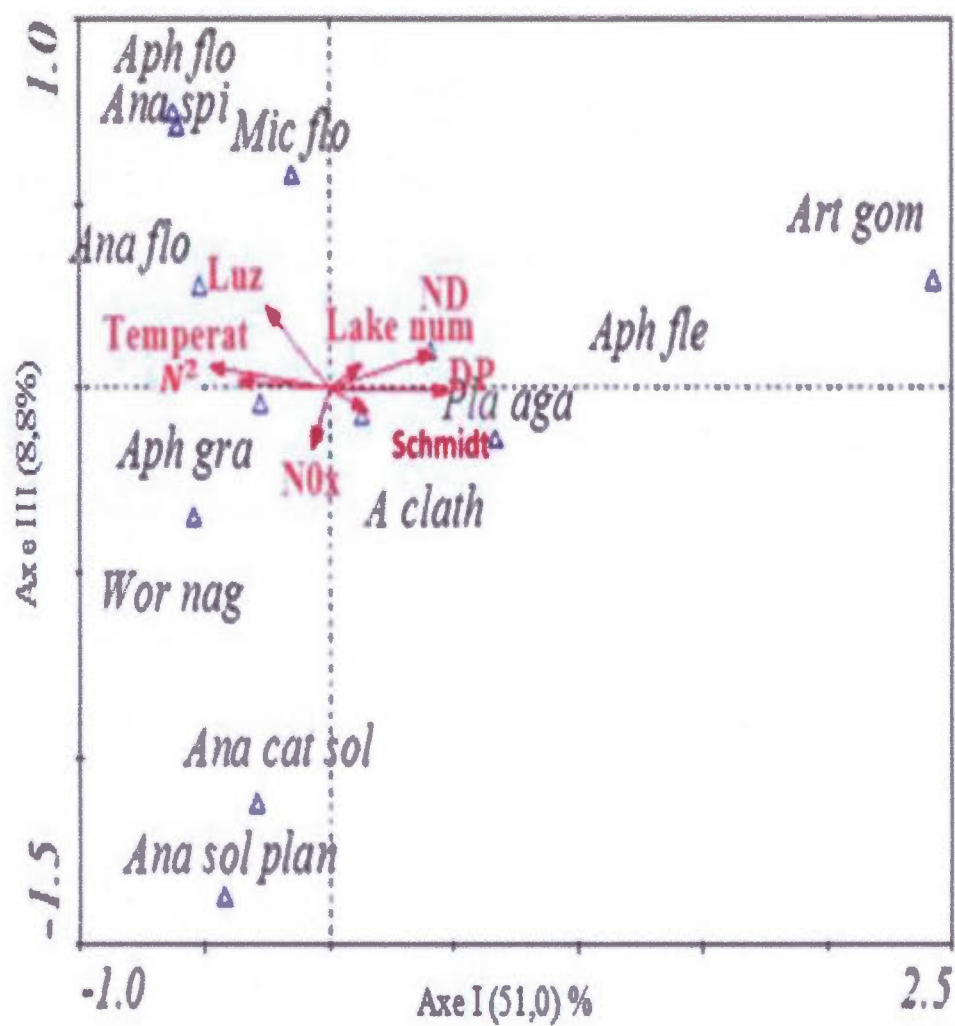


Figura 2.19 Eje I y III del CCA presentando la abundancia de especies de cianobacterias (triangulos) y variables medio ambientales internas (flechas rojas) en toda la columna de agua de la estación central del lago Bromont.

Tabla 2.6 Abreviaturas de especies utilizadas para CCA

Nombre completo especies	Abreviaturas utilizadas en el CCA
<i>Anabaena catenula solitaria</i>	Ana cat sol
<i>Anabaena flos-aquae</i>	Ana flos
<i>Anabaena planctonica solitaria</i>	Ana plan sol
<i>Anabaena spiroides</i>	Ana spi
<i>Aphanizomenon flexuosum</i>	Aph flex
<i>Aphanizomenon flos-aquae</i>	Aph flo
<i>Aphanizomenon gracile</i>	Aph grac
<i>Aphanothaceae calthrata brevis</i>	A.clath
<i>Artosphira gometiana</i>	Art gome
<i>Microcystys flos-aquae</i>	Mic flos-a
<i>Planktothrix agardhii</i>	Pla aga
<i>Woronichina nageliana</i>	Wor nag

Tabla 2.7 Porcentaje para cada uno de los ejes del CCA de las distintas variables ambientales y la abundancia de las cianobacterias en toda la columna de agua

	Env I 51,0%	Env II 29,9%	Env III 8,8 %	Env IV 6,9%
N^2	-0,5409	-0,3826	0,0433	0,0008
T del agua	-0,7113	-0,4503	0,1355	0,2246
Luz	-0,3733	-0,3781	0,5119	0,0010
DP	0,7038	0,2428	-0,0172	0,3190
ND	0,6209	0,5632	0,2205	0,0073
NO_x	-0,095	-0,1017	-0,3744	-0,4401
Schmidt	0,2248	-0,9194	-0,1418	0,2261
Lake number	0,1986	-0,8382	0,1521	-0,2552

2.11 Discusión

2.11.1 Relación de la temperatura y la composición específica de cianobacterias en el epilimnion

La composición de las especies de cianobacterias en el epilimnion del lago Bromont, fue heterogénea temporalmente, como se pudo ver en sus diferentes profundidades (figura 2.16). Estos resultados coincidieron con los de Tryfon et Moustaka-Gouni, (1997) quienes encontraron una heterogeneidad temporal de especies de cianobacterias en un lago, al noreste de Grecia. La temperatura y la estratificación térmica, son los factores que más influenciaron en la dinámica de las especies más frecuentes de cianobacterias en la zona de mezcla (epilimnion), que es la capa mas influenciada por los cambios de la temperatura del aire, resultados que coincidieron también con los de (Sanchis *et al.*, 2002) quien realizó un estudio en Santillana, un reservorio en España.

Los cambios climáticos influyen sobre el incremento de la temperatura del agua lo que puede ayudar a explicar el incremento de cianobacterias en los cuerpos de agua (Elliot *et al.*, 2006 ; Jöhnk *et al.*, 2008). En el epilimnion del lago Bromont *A. flos-aquae*, es la especie dominante y abundante en el epilimnion, con mayores valores de biomasa en esta capa, a mediados de verano, cuando la temperatura del agua es más elevada y la termoclina es más estable. Varios trabajos de (Hammer, 1964; Baker, 1981; Burchardt et Pa'nczakowa, 1987; Pechar, 1992; Padisák *et al.*, 1999 ; Takano et Hino, 2000), muestran que *A. flos-aquae*, tolera y crece a altas temperaturas (superiores a 25°C) en periodos de fuerte estratificación térmica (Konopka *et al.*, 1978). Nuestros resultados del análisis canónico de correspondencia, muestran una relación positiva entre la abundancia de esta especie con la temperatura y la luz. En el lago Bromont la fluctuación de *A. flos-aquae* en las diferentes profundidades del epilimnion (figura 2.18), puede deberse al efecto de la alta frecuencia de flotabilidad que favorece su desplazamiento.

2.11.2 Relación de la estabilidad de la columna de agua y la estructura vertical y sucesión de las cianobacterias

Nuestros resultados mostraron que en la estación central del lago Bromont las especies de cianobacterias pelágicas presentaron una distribución vertical heterogénea. Estos resultados confirman el estudio preliminar realizado por Jourdain, (2010) sobre la distribución de las especies de cianobacterias en este lago y confirman no solo la importancia de los gradientes de temperatura, luz y nutrientes en la distribución del fitoplancton en general (Diehl, 2002; Huisman et Weissing, 1995; Klausmier et Litchman, 2001) sino también de la inestabilidad de la columna de agua. Los valores de «Lake number» entre 1 y 10 indican la presencia de ondas internas en el lago Bromont. Las ondas internas no solo influyen la distribución de los nutrientes sino también la dinámica del fitoplancton, estructura específica y biomasa. En efecto, las oscilaciones de la termoclina, ocasionadas por las ondas internas, pueden transportar también las algas del metalimnion a la superficie. Pocos estudios han considerado la importancia de las ondas internas (Ostrovsky *et al.*, 1996; MacIntyre *et al.*, 1999; Pannard *et al.*, 2007), en la distribución espacial de especies de fitoplancton.

Durante los periodos de alta estabilidad térmica (mediados de julio y comienzos de agosto), el epilimnion del lago Bromont muestra una heterogeneidad vertical y temporal (sucesión) (figura 2.14 a), coexistiendo en el lago Bromont varias especies pero en distintos nichos. Esto podría explicarse según la teoría de *alga games* (Klausmier et Litchman, 2001) las algas en función de sus necesidades óptimas representan una importante estrategia para la optimización de los recursos, posicionándose entre los gradientes de luz y nutrientes a lo largo del eje vertical.

En el lago Bromont como es en general en el fitoplancton (Armstrong et McGehee, 1980; Cullen, 1982; Davey et Heaney, 1989; Reynolds, 1992) variables como la luz y la temperatura influyen la coexistencia de las especies de cianobacterias en el

epilimnion. También la inyección de nutrientes debido a las oscilaciones de la termoclina pueden también explicar la distribución heterogénea de las cianobacterias en el epilimnion. Mientras que para el metalimnion y el hipolimnion la estructura y composición de la comunidad fue más uniforme, *P. agardhii* que es la especie más abundante en el lago entre 4,5m a 6,5m en profundidad, requiere grandes concentraciones de nutrientes (Rucker *et al.*, (1997), muy abundantes en capa meta-hipolimnetica del lago Bromont (figura 2.9, 2.10, 2.11 y 2.15) y baja intensidad luminosa (figuras 2.18 y 2.19).

Otros estudios han mostrado que *P. agardhii* es más abundante en todas las capas superficiales de la columna de agua en cuerpos de agua eutróficos (Bonilla *et al.*, 2012). En el lago Bromont, que presenta muy bajas concentraciones de nutrientes en el epilimnion (características de un lago oligo-mesotrófico), esta especie se encuentra en las aguas superficiales solamente, en periodos de blooms estivales.

El aumento de *Aph. flos-aquae* después de la mezcla parcial de la columna de agua a finales de verano, cuando *P. agardhii* disminuye, indica una posible competición entre las dos especies.

2.11.3 Efecto de la carga interna de nutrientes sobre la biomasa de cianobacterias

Como hemos dicho antes, en el lago Bromont, el máximo de biomasa de cianobacterias se presentó en el metalimnion-hipolimnion, donde concentración de nutrientes es muy alta durante el periodo de estratificación debido a la carga de nutrientes provenientes de los sedimentos (figura 2.9 y 2.13) resultados que coincidieron con los (McMeekin, 2009), quienes realizaron un estudio en el mismo lago.

En verano cuando la columna de agua está fuertemente estratificada y la termoclina estable, la anoxia del fondo incrementa la liberación de fósforo (Nürnberg, 1987) y del amonio del sedimento (D. Planas datos no publicados). En el lago Bromont el cual es

un lago meso-eutrófico, la tasa bruta de liberación del TP durante el periodo de anóxia y de máxima extratificación varia entre 0,3 y 17,13 mg/m²/dia y de 1,77 mg/dia cuando se mide entre el inicio y el final del periodo de máxima estabilidad térmica y fuerte anóxia (flujo global). Los valores mínimos y el global del periodo analizado están dentro del rango de los flujos medidos en lagos oligotróficos. (APENDICE B). Pero el valor máximo de flujo corresponde al encontrado en lagos eutróficos (Nurnberg, 1984). Es conocido que las tasas de liberación de fósforo de los lagos oligotróficos son mas bajas que las encontradas en lagos eutróficos, por tanto las tasas de liberación de fósforo dependen del nivel trófico del lago (Nurnberg, 1984). En el lago Bromont la tasa de liberación de fósforo medida semanalmente durante el periodo de gran estabilidad térmica indica una gran variabilidad semanal, esto demuestra la importancia del intervalo del periodo considerado en el calculo del flujo interno. En lagos con crecimiento algal en el meta-hipolimnion el fósforo disuelto liberado de los sedimentos es probablemente absorbido por las cianobacterias.

Es el caso en el lago Bromont donde el aporte interno de fósforo mantiene la gran abundancia de *P. agardhii* (figura 2.13 y 2.15). Esta especie requiere altas concentraciones de fósforo y puede crecer a bajas intensidades de la luz, temperatura y concentraciones de oxígeno disuelto ($\leq 5\%$). (Kangro *et al.*, 2005; Konopka, 1982; Reynolds *et al.*, 2002; Reynolds et Walsby, 1975; Utkilen *et al.*, 1985); condiciones que se encuentran en el meta-hipolimnion del lago Bromont durante el verano.

Es decir la dinámica de cianobacterias que ocupan un nicho meta-hipolimnetico, esta influenciada por el relargage o liberación de nutrientes (DP) de los sedimentos durante el periodo de anóxia (tabla 2.3) (figura 2.8 y figura 2.13) y quizás, la tasa de asimilación por las algas influencia las tasas de liberación de DP del sedimento.

Algunos autores afirman que *P. agardhii* tiene gran afinidad con las altas irradianzas y temperatura (Rojo et Alvares, 1994) creciendo en zonas de alta inestabilidad (epilimnion) (Dokulil et Teubner, 2000, Reynolds *et al.*, 2002). Pero en el lago

Bromont *P.agardhii* está negativamente correlacionada con la temperatura e intensidad luminosa y positivamente con las concentraciones de fósforo y nitrógeno disuelto (figura 2.18), indicando que las variables de control más importante en nuestro estudio son los nutrientes y no la temperatura ni la luz.

En lagos estratificados con abundantes nutrientes en el fondo, las ondas internas metalimneticas, determinan el intercambio intermitente de nutrientes a través de la termoclina (McIntyre et Jellison, 2001). Este fenómeno fue observado cuando el LN y la frecuencia de flotabilidad N^2 eran muy bajo y la estabilidad de la termoclina era débil. Esto ocurrió en primavera y finales de verano en el lago Bromont, indicando el upwelling de aguas hipolimneticas a aguas epilimneticas (figura 2.6).

Este aporte de nutrientes puede estimular la producción primaria en las aguas superficiales, como lo demostró Pannard *et al.*, (2011) en el lago Bromont y ha sido observado en otros lagos ; por ejemplo en el lago Monot (Bruce *et al.*, 2008).

En el lago Bromont, las ondas internas no solo inyectan nutrientes al epilimnion sino también influyen en el transporte de cianobacterias, lo que explica la aparición de blooms de especies meta-hipolimnéticas (eg *P.agardhii*) en la superficie del lago, para mediados y finales de verano (figura 2.17).

2.12 Conclusiones

En el lago Bromont se observó una estructura vertical y temporal heterogénea con cambios relacionados con la estabilidad térmica. La comunidad de especies fue diferente en cada estrato de la columna de agua; las especies más abundantes y recurrentes en el epilimnion son *A. flos-aquae*, *A.caltrata brevis* y *P.agardhii* en los periodos de blooms estivales. Esta especie que vive en el meta-hipolimnion, cuando el LN indica condiciones de upwelling asociados a fuertes vientos y tempestades, que no solo transportan el P liberado en el fondo sino que permite el ascenso de las algas que viven en el fondo. *P.agardhii* es la especie dominante en los blooms estivales que

aparece intermitente en el lago. En el epilimnion del lago Bromont la especie *A.flos-aquae* produce los blooms de primavera y es la dominante y abundante a mediados de verano en esta capa, cuando la temperatura del agua y la luz son mas elevadas y existe una fuerte estratificación térmica. Mientras que el meta-hipolimnion la especie dominante es *P.agardhii* a lo largo del verano; su abundancia en profundidad viene determinada por la alta concentración de nutrientes y baja temperatura. Las altas concentraciones de fósforo en el hipolimnion del lago Bromont provienen de los sedimentos. La coexistencia de varias especies en la misma capa, pero en nichos físicos diferentes, indicando la afinidad que tienen las especies por un recurso, pero otras variables influyen su distribución. A mediados de verano *Aph. flos-aquae* y *Art. Gometiana* hacen su aparición en las capas profundas y persisten hasta la mezcla parcial y *Aph.flos-aquae* aparece en las capas intermedias y profundas después de la mezcla parcial de agosto es la especie que produce los blooms otoñales.

CAPITULO III

CONCLUSIONES GENERALES

3.1 Conclusiones

En esta sección vamos a presentar las conclusiones generales en base a los objetivos específicos formulados, las sugerencias para futuros estudios y también las competencias adquiridas.

Las diferentes variables ambientales (frecuencia Brunt-Väisälä (N^2), temperatura, estabilidad de la termoclina, luz, nutrientes) tienen efecto sobre la distribución heterogénea en la columna de agua de las especies de fitoplancton. La temperatura, influencia su distribución en función del rango óptimo para esta variable en el crecimiento y mantenimiento de una u otra especie. La acción del viento influencia la estabilidad de la columna de agua (ondas internas) la cual a su vez influencia la distribución de los recursos (el intercambio de nutrientes entre el epi-meta y meta-hipo) y también del fitoplancton que puede ser pasivamente desplazado entre esas capas. Las variables físicas influyen incluso la capa de mezcla(epilimnion) donde las cianobacterias muestran una heterogéneidad muy marcada.

Nuestro objetivo general era de evaluar la influencia de la temperatura y estabilidad de la columna de agua, sobre la distribución y composición específica de la comunidad de las cianobacterias en un pequeño lago estratificado, el lago Bromont que presenta bajas concentraciones de nutrientes en las capas superficiales (epilimnion).

Los resultados en relación con los tres objetivos específicos demostraron: Respecto al primer objetivo específico que era de *evaluar el efecto de la temperatura sobre la composición, específica de la comunidad de cianobacterias en el (epilimnion)*, nuestros resultados mostraron que la temperatura influencia la abundancia de *Anabaena flos-aquae* en esta capa donde se presentan las temperaturas más elevadas. Su abundancia esta también relacionada con la luz y frecuencia Brunt-Väisälä flotabilidad (N^2) (eje I) y el índice Schmidt en la columna de agua (eje II) .

El segundo objetivo específico era *determinar la relación de la estabilidad térmica sobre la estructura vertical y sucesión de la comunidad de cianobacterias en la columna de agua*. Según este objetivo nuestros resultados sugieren que existe una relación de la estabilidad térmica sobre la estructura vertical y sucesión de la comunidad de cianobacterias. En el epilimnion y las capas superficiales del metalimnion se observó una heterogéneidad espacial (eje vertical) y una mayor riqueza específica a principios de verano y a mediados de agosto cuando el valor del LN es alrededor de 1 y la estabilidad de la termoclina es relativamente baja. La riqueza disminuye en periodos de alto valor de LN y cuando la termoclina es más estable. La heterogéneidad y riqueza específica fue inferior en el metalimnion donde la especie dominante es *Planktothrix agardhii*.

El tercer objetivo específico era *de evaluar el efecto de la estabilidad de la termoclina y los nutrientes sobre la abundancia y biomasa de las especies de cianobacterias que ocupan un nicho metalimnetico en la columna de agua*. Nuestros resultados mostraron que los nutrientes (el fósforo disuelto, el cual es liberado del hipolimnion y nitrógeno disuelto, controlan la abundancia y biomasa de la especie dominante *Planktothrix agardhii* en el nicho metalimnetico. Su abundancia estuvo tambien relacionada con condiciones estables, en las capas meta-hipolimneticas. En el lago Bromont esta especie es la causante de los blooms de verano que aparecen en

periodos de menor estabilidad de la columna de agua. El transporte de esta especie a las capas superficiales ocurre en los periodos de alta inestabilidad térmica.

3.2 Sugerencias para futuros estudios

Sería importante para ver más a profundidad el efecto de las ondas internas realizar los muestreos todo el verano, con una malla espacial y temporal más fina. Es decir 24h y 48h con submuestreos diarios (tanto en la noche como en el día) a cortos intervalos en los cuales se pueda ver el movimiento de las cianobacterias en función de la intensidad de las ondas internas, del flujo de nutrientes del sedimento a la columna de agua y su distribución vertical de la biomasa de cianobacterias. Sería importante aumentar el número de estaciones (dos o tres) que incluyan una en el litoral.

También sería importante realizar la comparación de datos durante 2 o 3 años de muestreo, para evaluar el efecto de los cambios climáticos sobre el aumento de las cianobacterias en el lago Bromont.

3.3 Competencias adquiridas.

Este proyecto me ha permitido desarrollar habilidades para el trabajo en equipo, intenso y bajo presión, profundizar mis conocimientos en limnología, análisis de datos estadísticos, que durante el desarrollo de este proyecto fueron aplicados.

Inicialmente se trabajó sobre una problemática, en la que se formularon unos objetivos los cuales me permitieron planificar y realizar un muestreo en el campo. Con los datos tomados en el campo se pudo realizar una interpretación de los resultados, discutiéndolos y comparándolos con otros estudios realizados anteriormente. Durante el desarrollo de este proyecto pude desarrollar mis habilidades orales y de vulgarización científica en una lengua extranjera (francés) lo que me permitió participar en los diferentes congresos científicos del GEOTOP y GRIL.

También pude desarrollar habilidades en la redacción y comprensión de artículos durante el escrito del protocolo inicial de trabajo y el reporte final de la memoria. Todo esto me permitirá en un futuro poderlo aplicar a mi vida profesional.

APENDICE A

VALORES DE VELOCIDAD DEL VIENTO PARA LAS FECHAS DE MUESTREO

Fechas	Dirección viento °	Velocidad máxima (m/s)
2011-06-03	192	3,62
2011-06-04	159	1,34
2011-06-05	114	1,03
2011-06-06	150	0,96
2011-06-17	121	0,97
2011-06-18	169	2,67
2011-06-19	192	2,21
2011-06-20	150	1,13
2011-06-24	69	4,36
2011-06-25	97	2,22
2011-06-26	153	1,6
2011-06-27	134	0,82
2011-07-01	144	1,03
2011-07-02	116	1,16
2011-07-03	141	1,63
2011-07-04	142	1,68
2011-07-08	129	0,99
2011-07-09	179	2,39
2011-07-10	136	1,25
2011-07-11	126	1,48
2011-07-15	137	0,56
2011-07-16	124	0,66
2011-07-17	139	2,43
2011-07-18	188	1,32
2011-07-22	138	2,86
2011-07-23	155	2,79
2011-07-24	239	1,75
2011-07-25	64	1,62

2011-07-29	118	0,89
2011-07-30	227	2,32
2011-07-31	183	1,39
2011-08-01	204	2,32
2011-08-05	171	1,2
2011-08-06	152	1,86
2011-08-07	164	1,24
2011-08-08	150	2,42
2011-08-12	212	1,65
2011-08-13	186	1,63
2011-08-14	168	1,73
2011-08-15	127	1,54
2011-08-19	192	1,91
2011-08-20	175	1,53
2011-08-21	179	1,78
2011-08-22	230	3,36
2011-08-27	164	1,23
2011-08-28	140	4,81
2011-08-29	216	3,09
2011-08-30	176	1,87
2011-09-06	180	1,52
2011-09-07	127	1,52
2011-09-08	158	1,23
2011-09-09	172	1,36
2011-09-13	189	2,5
2011-09-14	202	1,46
2011-09-15	231	1,96
2011-09-16	230	2,92
2011-09-19	165	1,8
2011-09-20	181	1,96
2011-09-21	171	1,63
2011-09-22	174	1,88
2011-09-26	162	1,02
2011-09-27	137	1,26
2011-09-28	162	1,96
2011-09-29	168	2,06
2011-10-03	175	1,16

2011-10-04	253	1,89
2011-10-05	216	2,95
2011-10-06	179	1,39

APENDICE B

COMPARACION TASA DE LIBERACION DE FOSFORO LAGOS OLIGOTROFICOS SEGUN LA LITERATURA

Autor	Nombre de lago	Tasa de relargage de fosforo (mg/m ² /dia)
Nurberg et Shaw,1986	Lago Chub (Ontario)	2,2
Bostrom <i>et al.</i> ,1982	Lago Erken	1,2
Hilbricht-Ilkowaka <i>et al.</i> ,1984	Lago Glebokie (Polonia)	0,18
Serruya <i>et al.</i> ,1974	Lago Kinneret	0,80
Psenner,1984	Lago Piburger See ((Austria)	0,2

BIBLIOGRAFIA GENERAL

- Armstrong, R.A. et McGehee, R.(1980). Competitive exclusion. *The American Naturalist*, 115, 151-169.
- Anneville, O., Souissi, S., Ibanez, F., Ginot, V., Druart, J-C., et Angelli, N. (2002). Temporal mapping of phytoplankton assemblages in lake Geneva : annual and interannual changes in their patterns of succession. *Limnology and Oceanography*, 47 , 1355-1366.
- Asford, Y., Briner, J.P., Cooke, C.A., Francis, D.R., Michelutti, N., Miller, G.H., Smol, J.P., Thomas, E.K., Wilson, C.R et Wolf, A. P . (2009). Recent changes in remote arctic lakes are unique within the past 200.000 years. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America (Washington, DC)* 106, 18443-18446.
- Barica, J. (1978). Collapses of *Aphanizomenon flos-aquae* blooms resulting in massive fish kills in eutrophic lakes: Effect of weather. *Proceedings of the International Association of Theoretical and Applied Limnology*, 20, 208-213.
- Baker, K.K. (1981). Ecology and taxonomy of five natural populations of the genus *Aphanizomenon* Morren (Cyanophyceae). *Archives Hydrobiology*, 92, 222-251.
- Bleutler, M., Wiltshire, K.H., Meyer, B., Moldaenke, C., Luring, C., Meyerhofer, M., Hensen, U.P. et Dau, H. (2002). A fluorometric method for the differentiation of algal population in vivo and insitu. *Photosynthesis Research*, 72, 39-53.
- Bonilla, S., Aubriot, L., Soares, M.C., González-Piana, M., Fabre, A., Huszar V.L, Lüring, M., Antoniadou, D., Padisák, J., Kruk, C. (2012). What drives the distribution of the bloom-forming cyanobacteria *Planktothrix agardhii* and *Cylindrospermopsis raciborskii*?. *FEMS Microbiology Ecology*, 79, 594-607.
- Bostrom ,B.,Jansson, M et Forsberg, C.(1982).Phosphorus release from lake sediments. *Arch.Hydrobiol.Beih*,18, 5-59
- Botte, V. et Kay, A. (2002). A model of the wind-driven circulation in lake Baikal. *Dynamics of Atmospheres and Oceans*, 35, 131-152.

- Burchardt, L. et Pańczakowa, J. (1987). Qualitative and quantitative changes in phytoplankton on the background of physicochemical changes in the water of Świetokrzyskie Lake in the years 1977–79. *Polish. Archives of Hydrobiology*, 34, 193–214.
- Bruce, L., Jellison, R., Imberger, J., Melack, J. (2008). Effect of benthic boundary layer transport on the productivity of Mono lake, California. *Saline Systems*, 4, 1-21.
- Carmack, E.C., Wiegand, R.C., Daley, R.J., Gray, C.B.J, Jasper, S.,Pharo, C.H. (1986). Mechanisms influencing the circulation and distribution of water mass in a medium residence- time lake. *Limnology and Oceanography*, 31, 249-265.
- Carpenter , S.R., Ludwig D, Brock, W.A. (1999). Management of eutrophication for lakes subject to potentially irreversible change, *Ecological Applications*, 9, 751-771.
- Carrick, H., Aldridge, F., Schelske, C. (1993). Wind influence phytoplankton biomass and composition in a shallow productive lake. *Limnology and Oceanography* , 38, 1179-1192.
- Craig, E., Williamson, A., Jasmine, E., Saros, B., Warwick, F., Vincent, C., Smold, J. P (2009). Lakes and reservoirs as sentinels, integrators, and regulators of climate change. *Limnology and Oceanography*, 54, 2273-2282.
- Cullen, J.J. (1982). The deep chlorophyll maximum: comparing vertical profiles of chlorophyll *a* . *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 39, 791-803.
- Chorus, I. et Bartram, J. (1999). Toxic Cyanobacteria in water. *A guide to their public health consequences monitoring and management* . FN Spon.New York. 416
- Codd, G.A. (2000). Cyanobacterial toxins, the perception of water quality, and the prioritisation of eutrophication control. *Ecological Engineering*, 16,51-60.
- Davey, M.C. et Heaney, S.I. (1989). The control of sub-surface maxima of diatoms in a stratified lake by physical, chemical and biological factors. *Journal of Plankton Research*. 11, 1185-1189.
- Depuis, A.P. et Hans, J.B. (2009). Warmer spring and summer water temperatures in small eutrophic lakes of the Canadian Prairies: Potencial implications for phytoplankton and zooplankton. *Journal of Plankton Research* 31,489-502.
- Diehl, S., Berger, S., Ptacnik, R., Wild, A. (2002). Phytoplankton, light and nutrients in a gradient of mixing depths. *Theoretical Ecology* 83, 386-398.
- Dokulil, M.T. et Teubner, K. (2000). Cyanobacterial dominance in lakes. *Hydrobiologia*, 438, 1-12.

- Dor, I. et Danin, A. (1996) . Cyanobacterial desert crusts in the Dead Sea Valley, Israel. *Archives of Hydrobiology. Suppl.*117, *Algological Studies*, 83, 197-206.
- Duan, H., Ma, R., Xu, X., Kong, F., Zhan, S., Kong, W ., Huo, J., Shang, L. (2009). Two Decade reconstruction of algal blooms in China's lake Taihu. *Environmental Science and Technology* 43, 3522-3528.
- Elliot, J.A., Thackeray, S.J., Hunting, F.C., Jones, R.G. (2005). Combining a regional climate model with a phytoplankton community model to predict future changes in phytoplankton in lakes *Freshwater Biology*, 50, 1404-1411.
- Elliot, A., Jones, I.D., Thackeray, S.J.(2006). Testing the sensitive of phytoplankton communities to changes in water temperature and nutrient load, in a temperate lake. *Hydrobiologia*, 559, 401-411.
- Falconer, I.R. (2001). Toxic cyanobacterial blooms problems in Australian waters: risk and impacts on human health. *Phycologia*, 40 , 228-233.
- Fogg, G.E., Stewart,W.D.P .,Walsby,A.E. (1973). The blue algae.Academic Press. New York,459
- Fogg, G.E. (1976). Algal cultures and phytoplankton. ecology,2nded. University of Wisconsin Press, Madison.
- Gaedke, U.et Schimmele, M. (1991). Internal seiches in lake Constance: Influence on plankton abundance at fixed sampling site. *Journal of plankton research* , 13, 743-754.
- Gaxiola-Castro, G., Alvares Borreg, S., Martinez-Nájera, S., Zirino, A.R. (2002). Internal waves effect on the gulf of California phytoplankton. *Ciencias.Marina*, 28, 297-309.
- George, G.D. (2002). Regional-scale influences on the long-term dynamics of lake plankton. Chapter 10.In Williamns P.J. Le B., Thomas D.N. et Reynolds C.S. *Phytoplankton productivity and carbon assimilation in marine and freshwater ecosystems. Blackwell Science.Malden* ,386 .
- George, D.G., Maberly, S.C .,Hewitt, P.P. (2004). The influence of the north Atlantic oscillation on the physical, chemical and biological characteristics of four lakes in the English Lake distritct. *Freshwater Biology*, 49, 760-774.
- Goldman, J.C et Ryther, J.H. (1976). Temperature influenced species competition in mass cultures of marine phytoplankton. *Biotechnology and Bioengineering*, 18, 1125-1144.
- Goldman, C.R. et Horne, A.J. (1983). Limnology. New York 464.

- Hammer, U.T. (1964). The succession of 'bloom' species of blue-green algae and some causal factors. *Verh. Internat. Verein. Limnology*, 15, 829-36.
- Hans, W.P. et Huisman, J. (2009). Climate change: Catalyst for global expansion of harmful cyanobacterial blooms. *Environmental Microbiology Reports*, 1, 27-37.
- Hillbricht-Ilkowska, A., Lawacz, W et Winiewski, R. (1984). External and internal loading retention of phosphorus in the R. Jarka lakes. (Masurian lakeland, Poland) vs their trophic status. *Verh. Int. ver. Limnology*, 22, 973-977
- Hyenstrand, P., Nyvall, P., Pettersson, A., Blomqvist, P. (1998). Regulation of non-nitrogen-fixing cyanobacteria by inorganic nitrogen sources—experiments from Lake Erken. *Archiv für Hydrobiologie Special Issues Advances in Limnology*, 51, 29-40.
- Hodges, B.R., Imberger, J., Saggio, A., Winters, K.B. (2000). Modeling basin scale internal waves in a stratified lake. *Limnology and Oceanography*, 45, 1603-1620.
- Horodyski, R.J. et Donaldson, J.A. (1980). Microfossils from the Middle Proterozoic Dismal Lakes Group, Arctic Canada. *Precambrian Research*, 11, 125-159.
- Huisman, J. et Weissing, F.J. (1995). Competition for nutrients and light among phytoplankton species in a mixed water column: *theoretical studies*. *Water Science and Technology*, 32, 143-147.
- Huisman, J., Van Oostveen, P., Weissing, F.J. (1999). Critical depth and critical turbulence: Two different mechanisms for the development of phytoplankton blooms. *Limnology and Oceanography*, 44, 1781-1787.
- Ibelings, B.W., Mur, L.R., Walsby, A.E. (1991). Diurnal changes in buoyancy and vertical distribution in populations of *Microcystis* in Shallow lakes». *Journal of Plankton Research* 13, 419-436.
- Imberger, J. et Hamblin, P.F. (1982). Dynamics of lakes, reservoirs and cooling ponds. *Annual Review of Fluid Mechanics* 14, 153-187.
- Imberger, J. et Parker, G. (1985). Mixed layer dynamics in a lake exposed to a spatially variable wind field. *Limnology and Oceanography*, 30, 473-488.
- Imberger, J. et Patterson, J.C. (1989). Physical Limnology,. In T. Wu *Advances in applied mechanics*, 27, 303-475.
- Jacoby, J.M., Collier, D.C., Welch, E.B., Mardy F.J., Crayon M. (2000). Environmental factors associated with a toxic bloom of *Microcystis aeruginosa*. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 57, 231-240.

- Jacquet, S., Briand, J.F., Leboulanger, C., Jacket, C.V., Oberhaus, L., Tassin, B., Vincoilete, B., Paolini, G., Druart, J.C., Anneville, O et Hubert, J.F. (2005). The proliferation of the toxic cyanobacterium *Planktothrix rubescens* following restoration of the largest natural French Lake (Lake du Bourget). *Harmful Algae* 4, 651-672.
- Johnk, K.D., Huisman J., Sharples.J., Sommeijer, B., Visser, P.M., Strooms, J.M. (2008). Summer heatwaves promote blooms of harmful Cyanobacteria. *Global Change Biology*, 14, 495-512.
- Jourdain, M. (2010). Les effets des variables environnementales sur le recrutement des cyanobactéries et des akinètes. Mémoire M.Sc. Université du Québec a Montréal. Montréal, 112.
- Kangro, K., Laugaste, R., Noges, P., Ingmar, O. (2005). Long-term changes and seasonal development of phytoplankton in a strongly stratified, hypertrophic lake. *Hydrobiologia*, 182, 91-103.
- Klausmier, C.A. et Litchman, E. (2001). Algal games : the vertical distribution of phytoplankton in poorly mixed water columns». *Limnology and Oceanography*, 46, 1998-2007.
- Klein, P. et Coste, B. (1984). Effects of wind-stress variability on nutrients transport into mixed layer. *Oceanographic Research* 31, 21-37.
- Konopka, A., Brock, T.D., Walsby, A.E. (1978). Buoyancy regulation by planktonic blue-green in Lake Mendota, Wisconsin. *Archives für Hydrobiologie*, 83, 524-537.
- Konopka, A.(1982). Buoyancy regulation and vertical migration by *Oscillatoria rubescens* in Crooked Lake, Indiana. *British Phycological Journal*, 17, 427-442.
- Lavoie,I., Laurion, I., Warren, A., Vicent, W. (2007) . Les fleurs d'eau de cyanobactéries. *Revue de littérature INRS rapport* 916, xii, Québec, 124.
- Lazerte, B.D. (1980). The dominating higher order vertical modes of the internal seiches in small lake. *Limnology and Oceanography*, 25, 846-854.
- Legendre, P. et Legendre L. (1998). Numerical Ecology, 2nd Editorial Elsevier Science B.V. Developments in Environmental Modelling 20, Elsevier, Amsterdam, 853.
- Lennert-Coddy, C.E et Franks, P.J.S. (1999). Plankton patchiness in high-frequency internal waves. *Marine Ecology*, 186, 59-66.

- Liengen, T. (1999). Environmental factors influencing the nitrogen fixation activity of free-living terrestrial cyanobacteria from a high arctic area Spitsberg. *Canadian Journal of Microbiology*, 45, 573-581.
- MacIntyre, S., Flynn, K.M., Jellison, R., Romero, J.R. (1999). Bondary mixing and nutrient fluxes in Mono Lake, California. *Limnology and Oceanography*, 44, 512-529.
- MacIntyre, S. et Jellison, R. (2001). Nutrient fluxes from upwelling and enhanced turbulence at the top of the pycnocline in Mono Lake, California. *Hydrobiologia*, 466, 13-29.
- McMeekin, K. (2009). Le bilan de phosphore du lac Bromont vers l'identification des activités humaines causant les blooms de cyanobactéries. Mémoire M.Sc. Université du Québec a Montréal. Montréal, 83.
- Murphy, J. et Riley, J.P. (1962). A modified single solution method for the determination of phosphate in natural waters. *Analytica Chimica Acta*, 27, 31-36.
- Mur, L.R. (1983). Some aspects of the Ecophysiology of Cyanobacteria. *Annales of Microbiology*, 134(1), 61-72.
- Mur, L.R. et Schreurs, H.(1995). Light as a selective factor in the distribution of phytoplankton species. *Water Science and Technology*, 32, 25-34.
- Murphy, J. et Riley, J.P. (1962). A modified single solution method for the determination of phosphate in natural waters. *Analytica Chimica Acta*, 27, 31-36.
- Noges, T., Kisand, V., Noges, P., Pollumae, A., Tuvikene, L., Zingel, P. (1998). Plankton seasonal dynamics and its controlling factors in shallow polymictic eutrophic lake Vortsjarv, Estonia. *International Review Hydrobiology*, 83, 279-296.
- Nürnberg, G.K. (1984). The prediction of internal phosphorus load in lakes with anoxic hypolimnia. *Limnology and Oceanography*, 29, 111-124.
- Nürnberg, G.K. (1987). A comparation of internal phosphorus loads in lakes with anoxic hypolimnia:laboratory incubations versus hypolimnetic phosphorus accumulation. *Limnology and oceanography*, 32, 1160-1164.
- Nürnberg, G.K. et Peters, R.H.(1984).The importance of internal phosphorus load to eutrophication of lakes with anoxic hypolimnia. *Vehandlungen des Internationalalen verein limnologie*, 22, 190-194.

- Nürnberg, G.K. et Shaw, M. (1986). Internal phosphorus load in an oligotrophic Precambrian shield lake with anoxic hypolimnion. *Canadian journal of fisheries and aquatic sciences*, 43, 574-580.
- Nürnberg, G.K. (2009). Assessing internal phosphorus load-problems to be solved. *Lake and Reservoir Management*, 25, 419-432.
- Nush, E.A. (1980). Comparison of different methods of chlorophyll and Phapigment determination. *Arch. Hydrobiol Beih. Ergebn. Limnol* 14, 14-36.
- Oliver, R.L. et Ganf, G.G. (2000). Freshwater blooms. Capitulo 6 of The ecology of Cyanobacteria, B. A. Whitton and M. Potts (eds). Kluwer Academic Publishers, 149-194.
- Ostrovsky, V.Z., Yacobi, Y.Z., Walline, P., Kalikhman, I. (1996). Seiche-induced mixing: Its impact on lake productivity. *Limnology and Oceanography*, 4, 323-332.
- Padisák, J., Köhler, J., Hoeg, S. (1999). The effect of changing flushing rates on development of late summer *Aphanizomenon* and *Microcystis* populations in a shallow lake, Muggelsee, Berlin, Germany. *Theoretical Reservoir Ecology and its Applications*, 411-423.
- Paerl, H.W. (1988). Nuisance phytoplankton blooms in coastal estuarine and inland waters». *Limnology and Oceanography*, 33, 823-847.
- Paerl, H.W. (1996). A comparison of cyanobacterial blooms dynamics in freshwaters, estuarine and marine environments. *Phycologia*, 35, 25-35.
- Paerl, H.W. et Huisman. (2008). Climate- Blooms like is hot. *Science*, 320, 57-58.
- Chapitre 2 Paerl, H.W. et Huisman, J. (2009). Climate change: a catalyst for global expansion of harmful cyanobacterial blooms. *Environmental Microbiology Reports*, 1, 27-37.
- Chapitre 3 Paerl, H.W., Hall, N.S et Calandrino, E.S. (2011). Controlling harmful Cyanobacterial blooms in a world experiencing anthropogenic and climatic-induced change. *Sciences of the Total Environment*, 409, 1739-1745.
- Pannard, A., Bormans, M., Lagadeuc Y. (2007). Phytoplankton species turnover controlled by physical forcing at different times scales. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 65, 47-60.
- Pannard, A., Beisner, B., Bird, D., Braun, J., Planas, D., Bormans, M. (2011). Recurrent internal waves in a small lake: Potential ecological consequences for

metalimnetic phytoplankton populations. *Limnology and Oceanography Fluids and Environments*, 1, 91-109.

Patterson, J.C. (1991). The modeling the effects of motion on primary production in the mixed layer of lakes. *Aquatic Science*, 53, 218-238.

Pechar, L. (1992). Water blooms of *Aphanizomenon flos-aquae*. An ecological study of fish pond populations. *Archives of Hydrobiology*, 90, 339-418.

Pick, F.R. et Lean, D.R. (1987). The role of macronutrients (C,N,P) in controlling cyanobacterial dominance in temperate lakes. *New Zealand Journal of Marine and Freshwater Research*, 21, 425-434.

Podsetchine, V. et Schernewski, G. (1999). The influence of spatial wind inhomogeneity on flow patterns in a small lake. *Water Research*, 33, 3348-3356.

Psenner, R. 1984. Phosphorus release patterns from sediments of a meromictic mesotrophic lake (Piburger see, Austria), Verh. Int. Ver. Limnological, 22, 1-10.

Ptácnick, R., Diehl, S., Berger, S. (2003). Performance of sinking and no sinking phytoplankton taxa in a gradient of mixing depths. *Limnology and Oceanography*, 48, 1903-1912.

Podsetchine, V. et Schernewski, G. (1999). The influence of spatial wind inhomogeneity on flow patterns in a small lake. *Water Research*, 33, 3348-3356.

Rabalais, N.N., Turner E.R., Diaz J.R., Dubravko J. (2009). Global change and eutrophication of coastal waters. *Ices Journal of Marine Science Advance*, 66, 1528-1537.

Reynolds, C.S et Walsby, A.E. (1975). Water-blooms. *Biological Review*, 50, 437-481.

Reynolds, C.S. (1984). The ecology of freshwater phytoplankton. Cambridge Univ. Press.

Reynolds, C.S., Oliver, R.L., Walsby, A.E. (1987). Cyanobacterial dominance: The role of buoyancy regulation in dynamic lake environments. *New Zealand Journal of Marine and Freshwater Research*, 21, 379-390.

Reynolds, C.S. (1992). Dynamics, selection and composition of phytoplankton in relation to vertical structure in lakes. *Arch. Hydrobiol. Beihefte Ergebnisse der Limnologie*, 35, 13-31.

- Reynolds, C.S., Huszar, V., Kruk, C., Naselli-Flores, L., Melo, S. (2002). Towards a functional classification of the freshwater phytoplankton. *Journal of Plankton Research* 24, 417-428.
- Reynolds, C.S. (2006). Ecology of Phytoplankton. Ed. Cambridge University Press. United Kingdom, 535.
- Rinta-Kanta, J.M., Oullette, A.J.A., Boyer, G.L., Twiss, M.R., Bridgeman, T.B., Wilhelm, S.W. (2005). Quantification of toxic *Microcystis* spp during 2003 and 2004 blooms in western lake Erie using quantitative real time PCR. *Environmental Science and Technology*, 39, 4198-4205.
- Robarts, R.D. et Zohary, T. (1987). Temperature effects on photosynthetic capacity respiration, and growth rates of bloom-forming cyanobacteria. *New Zealand Journal of Marine and Freshwater Research*, 21, 391-399.
- Robert, S. (1971). Cyanophycin granules from the Blue-green alga *Anabaena cylindrica*: A reserve material consisting of copolymers of Aspartic acid and arginine. *Proceedings of the national academy of sciences*, 68, 265-267.
- Robertson, D.M. et Imberger, J. (1994). Lake number, a quantitative indicator of mixing used to estimate changes in dissolved oxygen. *International Review of Hydrobiology*, 79, 159-176.
- Rojo, C.E. et Alvarez, C. (1994). Population dynamics of *Limnithrix redekei*, *Oscillatoria lanceiformis*, *Planktothrix agardhii*, and *Pseudoanabaena limnetica* Cyanobacteria in a shallow hypertrophic lake (Spain) *Hydrobiologia*, 275/276, 165-171.
- Rolland, A. (2003). L'apparition de Blooms hépatotoxiques dans les cantons de l'Est, Québec: L'influence des facteurs environnementaux et de la présence de Cyanobactéries potentiellement toxiques». Mémoire M.Sc. Université du Québec a Montréal. Montréal, 62.
- Roset, J., Aguayos, S., Muñoz, M.J. (2001). Detección de cianobacterias y sus toxinas. Una revisión. *Reviews in Toxicology* 18, 65-71.
- Rucker, J., Wiedner, C., Zippel, P. (1997). Factors controlling the dominance of *Planktothrix agardhii* and *Limnithrix redekei* in eutrophic shallow lakes. *Hydrobiologia*, 342-343, 107-115.
- Sanchis, D., Carrasco, D., Padilla, D., Leganes, F., Fernandez-Valiente, E., Del Campo, F., Quesada, A. (2002). Spatial and temporal heterogeneity in succession of Cyanobacterial blooms in Spanish reservoir. *Annales de limnology- International Journal of Limnology*, 38, 173-183.

- Schallenberg, M. et Burns, C.W. (2004). Effects of sediment resuspension on phytoplankton production: Teasing apart the influence of light, nutrients and algal entrainment. *Freshwater Biology*, 49, 143-159.
- Sartory, D.P. et Großelaar, J.U. (1984). Extraction of chlorophyll a from freshwater phytoplankton for spectrophotometric analysis. *Hydrobiologia*, 114, 177-187.
- Serruya, C., Edelstein, M., Pollinger, U et Serruya, S. (1974). Lake Kinneret sediments: nutrients composition of the pore water and mud water exchange. *Limnological and oceanography*, 19, 489-508.
- Schindler, D.W. (2001). The cumulative effect of climate warming and other human stress on canadian freshwater in the new millennium. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 58, 18-29.
- Schopf, J.W. (1996). Cyanobacteria : pioneers of the early Earth. *Beih. Nova Hedwigia*, 112, 13-32.
- Sommer, U., Gliwicz, Z.M., Lampert, W., Duncan, A. (1986). The PEG-model of seasonal succession of planktonic events in fresh waters. *Archives of Hydrobiology*, 106, 433-471.
- Sondergaard, M., Kristensen, P., Jeppesen, E. (1992). Phosphorus release from resuspended sediment in the shallow wind exposed Lake Areso, Denmark. *Hydrobiologia*, 228, 91-99.
- Sorano, P.A., Carpenter, S.R., Lathrop, R.C. (1997). Internal phosphorus loading lake Mendota: Response to external loads and weather. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 54, 1883-1893.
- Sondergaard, M., Jensen P.J., Jeppesen, E. (2003). Role of sediment and Internal of phosphorus in Shallow lakes. *Hydrobiologia*, 506-509, 135-145.
- Stainton, M.P., Capel, M.J., Armstrong, F.A.J. (1974). The chemical analysis of freshwater. *Bulletin of Fisheries Research Board of Canada Miscellaneous Special Publication*, Ottawa, 25, 125.
- Takano, K. et Hino, S. (2000). Effect of temperature and soluble reactive phosphorus on abundance of *Aphanizomenon flos-aquae* (Cyanophyceae). *Phycology Res*, 48, 9-13.
- Talling, J.F. (2004). Interrelation of diel and seasonal change, involving summer thermal stratification, weather variables and a mobile dinoflagellate in a productive English Lake. *Hydrobiologia*, 524, 215-227.
- Tang, E.P.Y. et Vincent, W.F. (1999). Strategies of thermal adaptation by high-latitude cyanobacteria. *New Phytologist*, 142, 315-323.

- TerBraak, C.J.E. et Verdonschot, P.E.M. (1995). Canonical correspondence analysis and related multivariate methods in aquatic ecology. *Aquatic Sciences*, 53, 255-289.
- Thorpe, S.A. et Jiang, R. (1998). Estimating internal waves and diapycnal mixing from conventional mooring data in a lake. *Limnology and Oceanography*, 43, 936-945.
- Tsujimura, S., Inshikawa, K., Tsukada, H. (2001). Effect of temperature on growth of the cyanobacterium *Aphanizomenon flos-aquae* in lake Biwa and Lake Yogo. *Phycological research*, 49, 275-280.
- Tyler, S.A. et Barghoorn, E.S. (1954). Occurrence of structurally preserved plants in the pre-Cambrian rocks of the Canadian Shield (Ontario). *Science*, 119, 606-608.
- Tryfon, E. et Moustaka-Gouni, M. (1997). Species composition and seasonal cycles of phytoplankton with special reference to the nanoplankton of Lake Mikri Prespa. *Hydrobiologia*, 351, 61-67.
- Utkilen, H.C., Skulberg, O.M., Walsby, A.E. (1985). Buoyancy regulation and chromatic adaptation in planktonic *Oscillatoria* species: alternative strategies for optimising light adsorption in stratified lakes. *Archives für Hydrobiologie*, 104, 407-417.
- Verschuren, D., Johnson, T.C., Kling, H.J., Edgington, D.N., Leavith, P.R., Brown, E.T., et al. (2002). History and timing of human impact on Lake Victoria, East Africa. *Proceedings of the Royal Society Biological Sciences*, 269, 289-294.
- Wagner, C. et Rita, A. (2009). Cyanobacteria dominance. Quantifying the effects of climate change. *Limnology and Oceanography*, 54, 2460-2468.
- Walsby, A.E. (1972). Structure and function of gas vacuoles. *Bacteriological Reviews*, 36 (1), 1-32.
- Walsby, A. E. et Booker, M. J. (1980). Changes in buoyancy of a planktonic blue-green-alga in response to light intensity. *British Phycology Journal*, 15, 311-319.
- Walsby, A.E., Kinsman, R., George, K.L. (1992). The measurement of gas vesicles volume and buoyant density in planktonic bacteria. *Journal of Microbiological Methods*, 15, 293-309.
- Watson, S.B., McCauley E., Downing J.A. (1997). Patterns in phytoplankton taxonomic composition across temperate lakes of differing nutrient status. *Limnology and Oceanography*, 42(3), 487-495.

- Weyhenmeyer, G. (2001). Warmer winters: Are planktonic algal populations in Sweden's largest lakes affected? *Ambio A journal of the Human Environment* 30, 565-571.
- Wetzel, R.G. et Likens, G.E. (1991). *Limnological Analysis*. 2^{ed}. Springer-Verlag. New York, 390.
- Wetzel, R. G. (2001). *Limnology : Lake and River Ecosystems*, 3rd. Academic Press, 1006
- Whitton, B.A. et Potts, M. (2000). Freshwater blooms. In: Whitton BA and Potts M (eds) *The ecology of cyanobacteria*. Kluwer Academic Publishers, Netherlands, 1-11.
- Whitehead, P.G., Wilby, R.L., Battarbee, R.W., Kernan, M., Wade A.J. (2009). Review of the potential impacts of climate change on surface water quality. *Hydrological Sciences Journal*, 54(1), 101-123.
- Wojciechowska, W., Poniewozik, P., Pastztaleniec, A. (2004). Vertical distribution of dominant Cyanobacteria species in three lakes-evidence of tolerance to different turbulence and oxygen conditions. *Polish Journal. Ecology*, 52, 347-351.
- Zhang, M., Kong, F., Wu, X., et Xing, P. (2008). Different photochemical responses of phytoplankters from the large shallow Taihu lake of subtropical China in relation to light and mixing. *Hydrobiologia*, 603, 267-278.